# Darwins hofvijver

## Een drama in het Victoriameer

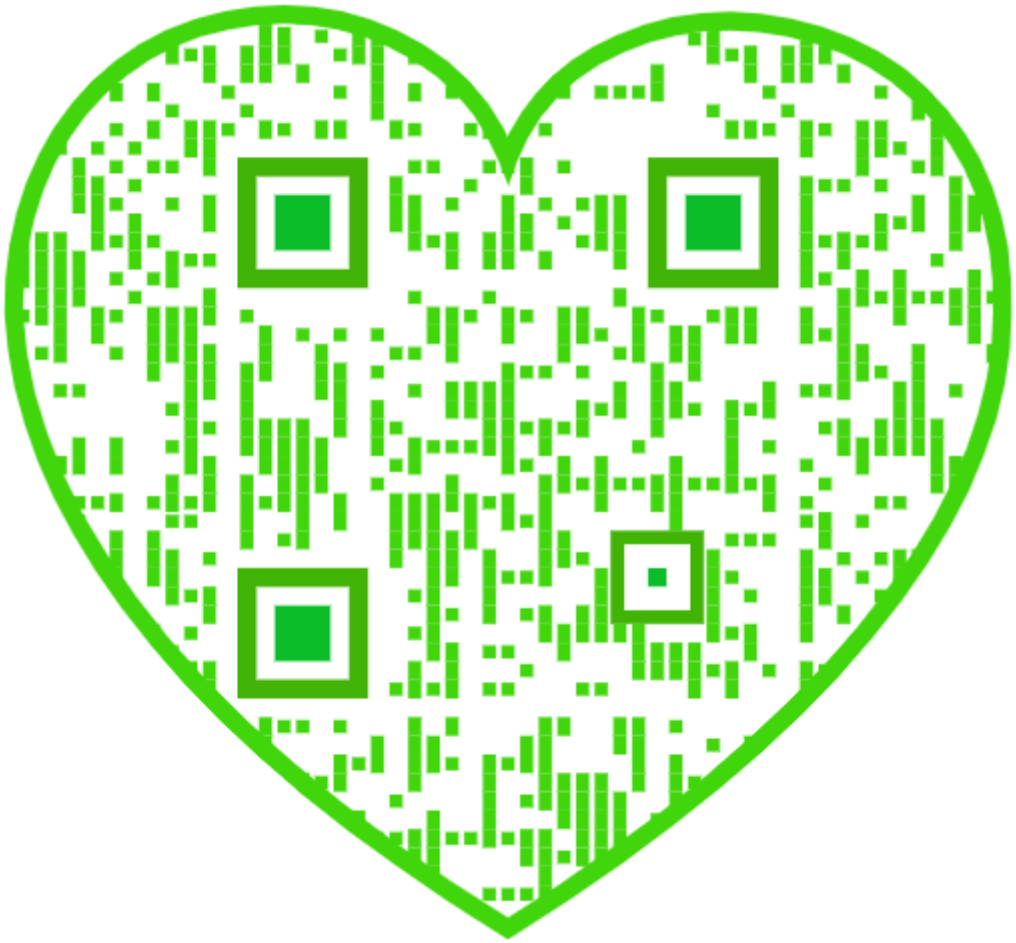
## Tijs Goldschmidt

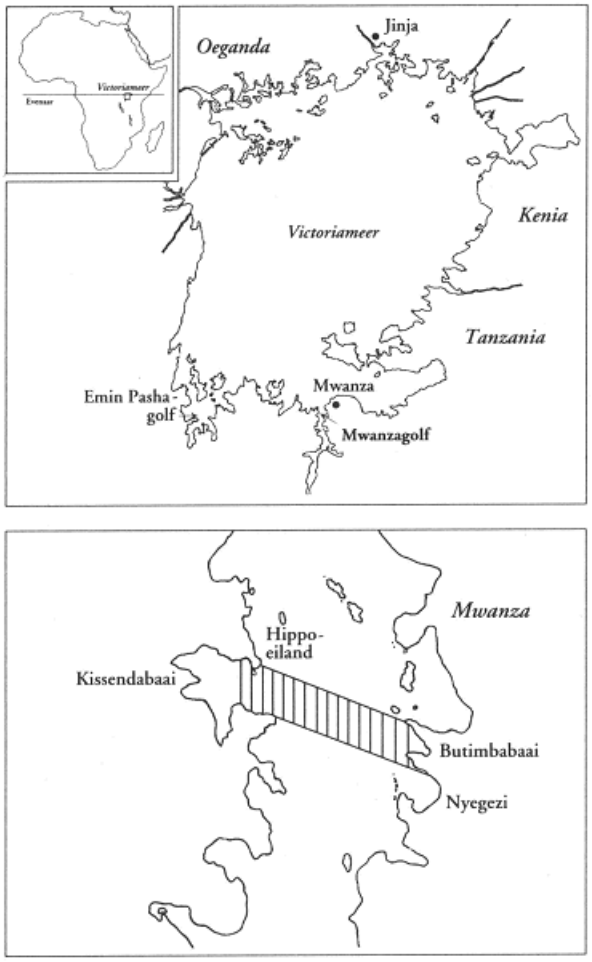
**bron**
Tijs Goldschmidt, *Darwins hofvijver. Een drama in het Victoriameer*. Uitgeverij Bert Bakker, Amsterdam 2004 (tiende druk)

Zie voor verantwoording: https://www.dbnl.org/tekst/gold002darw01_01/colofon.php

Let op: boeken en tijdschriftjaargangen die korter dan 140 jaar geleden verschenen zijn, kunnen auteursrechtelijk beschermd zijn. Welke vormen van gebruik zijn toegestaan voor dit werk of delen ervan, lees je in de gebruiksvoorwaarden.

dbnl digitale bibliotheek voor de Nederlandse letteren






*Het Victoriameer en de Mwanzagolf met het transect dat jarenlang werd bemonsterd.*

# 1 De schok

Langzaam verdwijnt het net onder water. Drie rode bollen van plastic, de drijvers, dobberen naar hun plaats veertig meter achter het houten bootje. Mhoja geeft een beetje gas, zodat de staalkabels tussen het net en de boot worden strak getrokken. Als ze druipend boven water komen, kijkt hij in mijn richting zonder iets te zeggen. Ik teken een cirkel in de lucht. Mhoja kijkt op zijn horloge en geeft vol gas.

Het is 1985, grote regentijd. We varen op de Mwanzagolf, een zuidelijke uitloper van het Victoriameer. Over tien minuten zullen we het sleepnet binnenboord halen. Elimo, die de boot heeft leeggehoosd met een roestig blik Africafé, gaat naast Mhoja zitten. Ze turen door de vlonders naar de bodem. Water sijpelt op verschillende plaatsen naar binnen. De bodem is in korte tijd veranderd in een labyrint van gangen, een gesamtknaagwerk van insektelarven. Mhoja haalt een pluk ruwe katoen uit zijn broekzak en wurmt die met een stokje in een lek. Intussen overweeg ik wat erger is, hozend voortgaan in dit vergiet, of het werk stilleggen en de boot repareren. Een reparatie die zonder twijfel lang zal duren. Jarenlang was benzine op de bon en nu het land eindelijk wat brandstof heeft, lekt de boot.

Ik wil deze dag niet bederven en kijk omhoog. Boven de Mwanzagolf staat een zeventiende-eeuwse Hollandse lucht.

Kijk daar eens: '*Mawingu kama picha ya mbwana Salomoni Ruysdael, m'Holanzi*, een lucht als in een schilderij van meneer Salomon Ruysdael, een Hollander.'

'*Sawa, sawa*, dat kan weinig kwaad,' zeggen Mhoja en Elimo vriendelijk, maar zonder erop in te gaan gorgelen ze verder in het

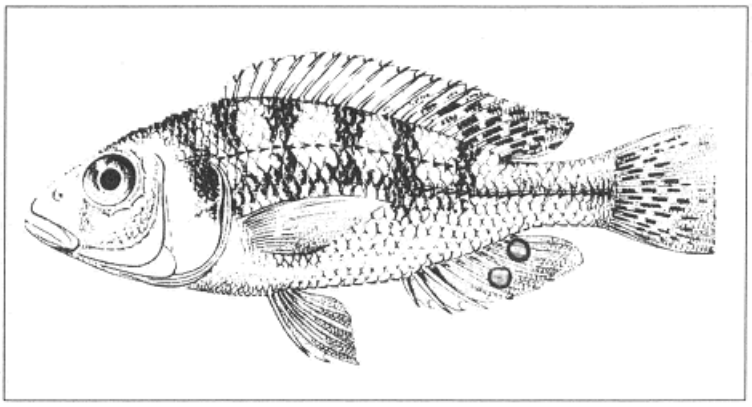
Sukuma. Het is amusant, eindelijk ben ik zover dat ik hun gesprekken in het Swahili moeiteloos volgen kan en nu vallen ze terug op hun moedertaal, die ik veel moeilijker versta. Zal ik Sukuma gaan leren, of de achtervolging uit beleefdheid staken? Ik ben benieuwd naar die taal. Een grammatica heb ik nergens kunnen vinden, maar Clementi, een Frans-Canadese pater die hier al zijn halve leven woont, beloofde een kopie van zijn gestencilde aantekeningen. Hij vertelde een bijzonderheid: mannen die in het Sukuma tellen, gebruiken daarvoor andere woorden dan vrouwen, en veehoedende jongens tellen weer anders.

Elimo en Mhoja zijn uitgegorgeld over de kiloprijs van de bruine boon. Ik laat mijn armen slap in het water hangen en kijk naar mijn handen. Enkele minuten is er alleen het geluid van de buitenboordmotor totdat hoog in de lucht een visarend roept. Dan beginnen Elimo en Mhoja ook weer te praten en snijden ze hun meest geliefde onderwerp aan: de prijs van een vrouw. Het spijt me dat ik ze niet beter kan volgen. Elimo heeft zijn zinnen gezet op een mooi, ernstig meisje, Maisha. Een wandelend vruchtbaarheidsbeeld, en de prijs is ernaar. Ze klakken beurtelings hun tong tegen hun verhemelte, schudden hun hoofd en stoten herhaaldelijk een kort ‘eh’ uit. Hoe komt Elimo aan voldoende vee om haar ouders tevreden te stellen? Hij voelt er niets voor zijn leven te slijten als horige op het land van zijn schoonouders totdat hij de bruidsschat geheel zal hebben afbetaald. Kon zijn familie hem maar helpen. Waarom zijn haar ouders ook zo dwars? Echt iets voor mensen die ver van de stad wonen. Een bruidsschat past toch niet meer in deze tijd. Desondanks heeft Elimo zich erbij neergelegd dat er betaald zal moeten worden en is hij uit alle macht aan het sparen. Die gulzige blik elke keer als het net boven water komt. Daar, die grote vis, geef op, dat is weer een oog, pink of stemband. Elimo flanst de begeerde Maisha al vissend in elkaar. Hij verkoopt vis en zet het geld, zodra hij er voldoende van heeft, om in Sukumavaluta, dat wil zeggen runderen. Bankbiljetten liggen maar op stapeltjes, terwijl runderen jongen krijgen, redeneren de Sukuma.

Zolang Elimo en Mhoja de verhandelbare vissen mee mogen nemen, vinden ze het best dat ik die kleine gratige visjes houd voor

mijn - ze zijn te voorkomend om het te zeggen - mallotige werk. Zo enthousiast als ik soms word wanneer we een hele dag niets vangen: ze blijven het geschift vinden. Dat afwezigheid van soorten voor mij evenveel kan betekenen als hun aanwezigheid, zegt Elimo en Mhoja nog minder dan het schilderij *De bleekvelden bij Haarlem*.

Het Victoriameer is een zee van zoet water. Een volgelopen platte kom, die twee en een half maal zo groot is als Nederland. De landsgrenzen van Tanzania, Kenia en Oeganda lopen erdoorheen. In het noorden wordt het meer gescalpeerd door de evenaar. De Mwanzagolf is niet zo groot, zoiets als de Oosterschelde. In het begin van de jaren zeventig raakte de Nederlandse overheid betrokken bij de ontwikkeling van de visserij in dit gebied. Bekend was dat de visfauna van dit meer in soortaantal en biomassa gedomineerd werd door een groep baarsachtige visjes, de cichliden van het soortrijke geslacht Haplochromis. Op deze vissen zou de aandacht worden gericht. Er werden technici gestuurd, plus een boot, een tweedehands Texelse garnalentreiler. Deze boot werd per zeeschip van Nederland naar het Keniase Mombassa vervoerd en daar op de trein gezet. Dwars door Kenia werd de boot, vastgebonden op een open wagon, naar het Victoriameer gebracht. Voor Masai die nooit eerder een zeewaardig schip zagen, het zoveelste wester-



*Een furu met een algemeen voorkomen*

se idee dat door de savanne denderde. Van Kisumu voer het schip op eigen kracht naar Mwanza, waar in 1973 treilervisserij begon onder leiding van een Urker visser. Aan boord van de treiler werden Tanzaniaanse leerlingen van de visserijschool te Nyegezi, een dorpje bij Mwanza, vertrouwd gemaakt met westerse vistechnieken.

De eerste jaren ploegde het instructieschip, de *Mdiria* (ijsvogeltje), als enige treiler door de Mwanzagolf, maar de Tanzaniaanse en Nederlandse overheden hadden plannen om de visserij in dit gebied sterk uit te breiden. Met Nederlands geld voor ontwikkelingssamenwerking werden treilers gebouwd en er zou een vismeelfabriek komen die per dag zestig ton cichliden tot veevoer zou gaan verwerken. Zestig ton cichliden per dag? Na hoeveel dagen zou de Mwanzagolf leeg zijn gevist? Had iemand daar enig idee van? Was de omvang van het cichlidenbestand bepaald? Was er iets bekend over de veerkracht van het ecosysteem? Hoeveel cichliden konden er per jaar worden gevangen zonder het ecosysteem onherstelbare schade toe te brengen? Het zou blijken dat er nauwelijks iets bekend was.

Twee zoölogen van de Leidse universiteit, Anker en Barel, hoorden van het plan en waren geschokt. Hoe zou de kwetsbare fauna in de Mwanzagolf bestand kunnen zijn tegen een zo hoge visserijdruk? Deze kamergeleerden voelden zich geroepen iets te ondernemen tegen het plan en reisden, geheel tegen hun aard in, naar Oost-Afrika. Zij waren vergroeid met hun Leidse laboratorium als zeepokken met basalt en wilden eigenlijk maar een ding: zo snel mogelijk weer thuis zijn. Dat beseften zijzelf te laat en zo reisden ze, in de voetsporen van de negentiende-eeuwse ‘ontdekker’ van het Victoriameer Speke en zijn reisgenoot Burton, ruziënd door de paradijselijke savanne. Barel verlangde ernaar een project te beginnen op een exotische plek, al zou hij er voor geen goud heen gaan, en zag hier de kans van zijn leven. Anker, symbool van betrouwbaarheid en degelijkheid, maar vermoedelijk te bedachtzaam om zich ooit ergens in te storten, wees vooral op de bezwaren: zinderende hitte, ondoorgrondelijke Afrikanen, malaria en tseetsee-vliegen. Mokkend bij een bron van de Nijl, zo gaat het verhaal in het Leidse Zoölogisch Laboratorium, besloten deze kamergeleerden dat Nederland au fond een fantastisch land was. Ze

keerden terug naar huis. Hoe nu verder? Barel vond een klassieke oplossing. Hijzelf bleef in Leiden, maar in 1977 stationeerde hij een aantal jonge medewerkers met een passie voor veldwerk in Afrika. Zij en hun opvolgers verdiepten zich, samen met Tanzaniaanse biologen, in het ecosysteem van de Mwanzagolf en directe omgeving. Intussen werkten de Leidse anatomen thuis verder aan deze vissen en kregen ze uit het veld exemplaren aangeleverd van welke species ze maar wensten. Dat was in het kort de achtergrond van mijn gedobber op het meer dat van 1981 tot 1986 duurde.

Over de biologie van de cichliden uit het Victoriameer was halverwege de jaren zeventig nauwelijks iets bekend. Humphry Greenwood, oud-conservator bij het British Museum of Natural History te Londen, maakte van het beschrijven van deze dieren zijn levenswerk,[1] maar hij had, in de jaren vijftig, voornamelijk aan de Oegandese kant van het meer verzameld. Aan de Tanzaniaanse kant liepen wij vast in het determineren van soorten. Greenwoods sleutel om tot soortbepaling te komen werkte niet voor de Mwanzagolf en omgeving. Zijn beschrijvingen waren onvoldoende, maar dat lag niet aan hem. In de loop der jaren kwam een onafgebroken stroom van naamloze soorten boven water. In totaal vonden de taxonomen van het Haplochromis Ecology Survey Team (HEST), zoals de groep van Barel was genoemd, honderdvijftig nieuwe soorten. De eerste jaren vol enthousiasme, later zuchtend, want niets is afstompender dan elke week iets bijzonders ontdekken. Ik heb zelf eens een naamloos, maar uitzonderlijk driftig en levenslustig mannetje met purperkleurige flanken en gitzwart masker weer vrijgelaten omdat mijn hoofd er op dat moment niet naar stond een nieuwe soort te ontdekken. Ik geloof niet dat hij ooit nog gevangen is.

Van het gedrag van de haplochromiene cichliden was in deze modderige bouillon van 25 graden zelden iets te zien. Een enkele keer, op windstille momenten, zag ik ze bezig met het graven van een nestkuil, paars aanlopend of oranje blozend, verwikkeld in een fel gevecht of halverwege een worm. Die momenten hielden me op de been. De levensgemeenschap onder water bestond dus echt, alleen wie waren ‘ze’? De soorten leken sterk op elkaar en hun aantal was ontmoedigend groot. Het kostte maanden om enigszins thuis te raken in een bepaalde groep. Determineren, het

begin van alle ecologie, was niet gemakkelijk. Sommige mensen leerden het nooit, maar zelfs degenen die gevoel voor de vorm, bouw en kleur van deze dieren hadden, moesten zich inspannen en blijven oefenen. Na een vakantie van enkele weken duurde het dagen voor een taxonoom weer met zijn specifieke groep cichliden vertrouwd was.

Lévi-Strauss wijst op verscheidene plaatsen in zijn boek *Het wilde denken* op de grote taxonomische kennis van sommige niet-westerse volken:

> *De buitengewoon grote vertrouwdheid van de inheemse bewoners met hun biologische omgeving, de hartstochtelijke aandacht die zij ervoor aan de dag leggen en de daarmee verbonden precieze kennis, is voor onderzoekers vaak een frappante aanduiding geweest van het verschil in houding en belangstelling tussen inboorlingen enerzijds en hun blanke bezoekers anderzijds*.[2]

Het laatste dat ik wilde was geïdentificeerd worden met de blanke bezoeker uit het boek van Lévi-Strauss. Vol verwachting en van harte bereid onder de indruk te raken van hun kennis van de cichliden hield ik de bewoners van Nyegezi de meest uiteenlopende soorten Haplochromis voor: groot, klein, langgerekt, gedrongen, dik- en dunlippig, wijnrood, knalgeel, fluweelzwart, maar steeds weer kreeg ik hetzelfde antwoord: 'Deze vis, de naam van deze vis? *Furu*, de naam is furu.'

'En verder?'

Meestal volgde er een lang peinzen, maar dan kwam het er toch weer uit, plechtig en beleefd: '*Mzungu**, zwerver, je hebt een furu gevangen. *Haki a Mungu*, echt waar.'

De dorpsbewoners te Nyegezi hadden wel namen voor vissen als tilapia, olifantssnuitvis, wandelende meerval en longvis, maar hun kennis van de vele soorten cichliden was weinig gedifferentieerd. Traditioneel zijn de Sukuma landbouwers en veehoeders, geen vis-

* De oorspronkelijke betekenis van het woord schijnt zwerver te zijn. De eerste westerlingen die in Oost-Afrika rondtrokken werden zo genoemd. Later is het woord Europeaan, of westerling gaan betekenen.

sers. Daar heeft het mogelijk mee te maken. Met uitzondering van Greenwood, hadden Afrikaanse en westerse biologen furu (voornamelijk van het geslacht Haplochromis) uit het Victoriameer met alle plezier gelaten voor wat ze zijn: een ontoegankelijke, moeilijke groep.

Wat bewoog ons ertoe om ons toch in deze dieren te verdiepen? Allereerst leek het onzinnig een visserijbeleid uit te stippelen zonder kennis van het ecosysteem. Maar er was ook een egocentrische reden. De furu van het Victoriameer waren intrigerend voor anatomen, ecologen, gedragsonderzoekers en evolutiebiologen.[3] We hadden het idee dat zich in het Victoriameer een soortenzwerm zou kunnen bevinden: een groep nauw verwante soorten, die in een betrekkelijk recent verleden is afgestamd van een gemeenschappelijke voorouder.[4] Een soortenzwerm is ideaal voor wie vergelijkend onderzoek wil doen. De vergelijkingen tussen soorten, of ze nu betrekking hebben op vorm, fysiologie of gedrag, worden niet vertroebeld door fundamentele verschillen in het bouwplan van de dieren. Bovendien hadden we het vermoeden dat deze zwerm nog niet uitgekristalliseerd, maar dynamisch was. Waarschijnlijk kwamen er nog altijd in hoog tempo nieuwe soorten bij.

Op zich zijn dit geen doorslaggevende redenen om naar het Victoriameer te vertrekken. Waarom gingen we niet naar de Galápagoseilanden? Daar vliegt het schoolvoorbeeld van een soortenzwerm rond: de darwinvinken, die verspreid over de verschillende eilanden voorkomen. De darwinvinken stammen af van een groepje vinken dat van het vasteland van Zuid-Amerika wegwaaide en op deze afgelegen eilandengroep terechtkwam. Daar troffen de vogels een braakliggende wereld, vrijwel zonder concurrenten. Hoogstens zaten ze elkaar in de weg.

Deze begintoestand leidde, geholpen door de geografische isolatie tussen de eilanden, tot het ontstaan van dertien vinkesoorten. Bovendien ontstond er op de Kokoseilanden een veertiende vinkesoort. De darwinvinken verschillen sterk van elkaar, vooral in de vorm en structuur van de snavel en in gedragingen die verband houden met het zoeken en verwerken van voedsel. Ze zijn geradieerd, uitgewaaierd in verschillende specialisatierichtingen. De officiële benaming voor het fenomeen is adaptieve radiatie. Een geschikte groep voor vergelijkend onderzoek, maar deze vinken

waren al druk bezet door biologen.[5] Een andere afgelegen eilandengroep waar radiaties van vogels - deels al weer uitgestorven - ontstonden is Hawaï. Uit een gemeenschappelijke vooroudersoort ontstonden 22 soorten honingkruipers (Drepaniidae), elk aangepast aan het zoeken en verwerken van uiteenlopende voedseltypen. Alweer een groep die in aanmerking zou komen voor vergelijkend onderzoek, en zo zijn er vele te noemen. Maar zo bijzonder als de radiaties van cichliden zijn deze groepen geen van alle.

In de Oostafrikaanse slenk, een langgerekte, door breuken verzakte strook aardkorst ligt een aantal diepe meren op een rij. Het Malawi-, Tanganyika-, Kivu-, Edward- en Albertmeer.[6] Stuk voor stuk evolutielaboratoria, waarin net als in het Victoriameer, radiaties van cichliden ontstonden.[7] De radiaties van de darwinvinken en de honingkruipers verbleken volledig bij de radiaties van cichliden, de spectaculairste die er op de wereld te vinden zijn en die de indruk maken het werk te zijn van een magistrale goochelaar die om de zoveel tijd zichzelf moet verbazen. Eén of op zijn hoogst enkele cichlidensoorten gaan de hoed in en onveranderlijk komen er tientallen tot honderden soorten weer uit te voorschijn. Met de onwaarschijnlijkste vormen, kleuren en gedragingen. De truc lukt verreweg het best met cichliden, maar kan desnoods worden uitgevoerd met andere diergroepen, zoals meervallen, slakken, mosselkreeftjes of sponzen, waarvan kleinere radiaties bestaan.[8]

Het recept is in wezen eenvoudig: laat in de aarde een kom ontstaan, of scheur het aardoppervlak voorzichtig open (niet te diep, te veel warmte uit de aardmantel kan alles bederven). Laat de kom of spleet vollopen met rivierwater. Zorg dat er enkele rivierbewonende cichliden, liefst behorend tot een allesetende soort, terechtkomen in het maagdelijke meer. Dat is alles, de rest gaat vanzelf. Na hoogstens enkele honderdduizenden jaren zullen er tientallen tot honderden kleurrijke soorten cichliden ontstaan zijn, die in hun grote lijnen sterk op elkaar lijken, maar zijn toegerust met adequaat anatomisch gereedschap en gedrag voor de verwerking van sterk uiteenlopend voedsel. Na enkele miljoenen jaren zal de radiatie verder zijn voortgeschreden; de verscheidenheid aan vormen, kleuren en gedragingen is dan zo groot geworden dat elke leek met gemak kan leren de soorten uit elkaar te houden. De ver-

schillen zijn van een zelfde orde geworden als die tussen koe en paard. Na meer dan tien miljoen jaar zullen de verschillen nog extremer zijn, terwijl veel intermediaire vormen inmiddels zijn uitgestorven.

Nieuwsgierigheid naar de werking van dit recept was een van de belangrijkste drijfveren om juist te willen werken met de soortenzwermen in de Oostafrikaanse meren. In deze ecosystemen ontstaan, veranderen en verdwijnen soorten letterlijk voor onze ogen.

De Oostafrikaanse meren verschillen in ouderdom en een aantal ervan heeft, voor zover bekend, nooit met andere meren in contact gestaan. Dat biedt uitzonderlijke vergelijkingsmogelijkheden: radiaties van cichliden zijn waarneembaar in verschillende stadia van evolutie, nota bene aan levende dieren. Meestal is het vergelijken van verschillende evolutiestadia van een groep voorbehouden aan paleontologen. Maar ze moeten wel genoegen nemen met schedel, graat en schub, en de rest reconstrueren. Gedrag, veelzeggende kleuren, zachte structuren en fysiologische eigenschappen fossiliseren nu eenmaal niet.

Het recept voor het ontstaan van een radiatie mag dan eenvoudig zijn, minder gemakkelijk te achterhalen is hoe het werkt. Tientallen evolutiebiologen hebben zich er de afgelopen eeuw mee bezig gehouden. Allereerst met determineren, beschrijven en het in kaart brengen van verspreidingspatronen. Daarmee begint het. Wie is wie? En wie komt waar voor en wanneer? Sommige biologen probeerden te achterhalen of de furu de naam van soortenzwerm mogen dragen: zijn ze werkelijk alle, binnen de grenzen van het Victoriabassin, uit een enkele vooroudersoort ontstaan? En hoe dan? Volgens welke mechanismen? Speelde natuurlijke selectie een belangrijke rol: bij het ontstaan van de verscheidenheid aan vormen, bij het ontstaan van nieuwe soorten, of bij beide? Welke rol speelde seksuele selectie, die speciale vorm van natuurlijke selectie, bij het ontstaan van nieuwe soorten? Waar houden die honderden furusoorten zich zoal mee bezig, wat is hun rol in het ecosysteem? Hoe is het mogelijk dat vele soorten leven van dezelfde voedselbron, kennelijk zonder dat concurrentie om ruimte en voedsel per se fataal wordt. Vreemd is ook dat het steeds weer de furu zijn die explosief nieuwe soorten vormen en radiëren. Waarom laat het ‘sardientje’, Rastrineobola argentea, nooit eens

wat zien? Of de longvis? Wordt het niet eens tijd dat die zichzelf vernieuwt? Dat dier is al miljoenen jaren nauwelijks veranderd.

Ik zie iets in die mooie, handzame visjes. Mijn intuïtie zegt me dat dit een goed spoor is. Het zou me niet verbazen als de radiaties van deze dieren in de Oostafrikaanse meren model kunnen staan voor veel oudere groepen zoals de vissen, de vogels, de zoogdieren.[9] Een jonge radiërende groep in een geïsoleerde microwereld, misschien hebben we de sleutel in handen tot een beter begrip van evolutie.

Terwijl ik me bezighoud met deze vragen, die niet of onvolledig beantwoord zijn, sparen de Sukumajongens in ditzelfde bootje met dezelfde benzine de ene na de andere vrouw bij elkaar. Straks hebben ze een erf, akkers, vier vrouwen en zestien kinderen, geven ze dansfeesten, beschilderen ze hun lichamen en wie weet hakken ze levensgrote expressionistische beelden. Wat doet iemand met zijn brandstof? Daar komt het op aan.

## Een ravage?

Zonder een woord te zeggen gaat Elimo voor een van de handlieren staan. Ikzelf loop naar de andere toe. Mhoja blijft roerganger en kijkt weer op zijn horloge. Nog een halve minuut, en de tien minuten zijn om. Zodra Mhoja een teken geeft, draaien Elimo en ik, met de hand, de kabels op de knarsende lieren. Na jaren in de Mwanzagolf te hebben doorgebracht, ben ik zo goed thuis in deze omgeving dat het niet moeilijk te voorspellen is welke furu op een bepaalde plek gevangen zullen worden. Zo verwachtte ik ook nu bepaalde soorten en bedacht hoeveel exemplaren van elk mee zouden gaan naar het instituut. Over de rest van de vissen zouden Elimo en Mhoja zich ontfermen.

Elimo's gezicht betrekt zodra het net binnenboord komt. De vangst is ongebruikelijk klein. Hij trekt een misprijzend gezicht, knoopt het uiteinde van het net los en schudt het boven een plastic emmer leeg. De vangst bestaat voornamelijk uit furu, maar hoe langer ik in de emmer kijk, des te minder ik snap waar we zijn. Er klopt iets niet. Ken ik deze soorten eigenlijk wel? Ik lijk wel dronken en kijk om me heen om me te oriënteren. Vlak voor ons liggen Mwanza en de Butimbabaai. Achter ons ligt de aan

het papyrusmoeras grenzende Kissendabaai. Dit is wel degelijk station G, de intensiefst bemonsterde plek in de Mwanzagolf, maar zodra ik in de emmer kijk, ben ik ergens anders. Noordelijker? Ik ken deze soorten wel, maar niet van deze plaats. Soorten die hier nooit ontbroken hebben, mis ik, voor het eerst in al die jaren. Kan de recente invasie van nijlbaarzen er iets mee te maken hebben? Vissers vangen deze geïntroduceerde roofvis al meer dan een jaar in flinke hoeveelheden. In het begin dachten ze dat een monster de Mwanzagolf was binnengetrokken. Kieuwnetten zaten vol enorme gaten. Het monster zwom dwars door de tere, fijnmazige netten heen.

Nijlbaarzen eten voornamelijk furu en bereiken reusachtige afmetingen. Sommige exemplaren wegen meer dan zeventig kilo. Zijn de dieren waar ik jaren aan heb gewerkt plotseling verdwenen, nadat hun aantallen eerder langzaam waren afgenomen? Het heeft er alle schijn van dat hun plaats is ingenomen door een beperkt aantal soorten furu uit dieper water. Mhoja zegt lachend: ‘Maak je geen zorgen, jouw visjes zijn even weg. Jij bent toch ook weleens even weg. Ze komen heus terug.’ Ik ben minder gerust dan Mhoja. Zijn de dieren die wijzelf namen gaven en waarvan we er enkele een klein beetje begonnen te kennen, verdwenen in de muilen van nijlbaarzen? Misschien verloopt de toename van de nijlbaars na een traag begin nu ineens pijlsnel.

Boven water ziet het er bedrieglijk gewoon uit. Enkele zwartwit gevlekte ijsvogels vissen in het kielzog van de boot en aan de horizon tuft het pontje van de Duitse goudzoeker, die sinds de onafhankelijkheid van Tanzania niet meer zoeken mag; alleen nog heen en weer varen. Vlakbij steekt een longvis zijn groenzwarte oerkop boven water, zuigt zich vol lucht en verdwijnt de diepte in om zijn bestaan voort te zetten. Maar hoe lang nog? Wordt er een ravage aangericht door horden reusachtige nijlbaarzen, die furu en andere inheemse vissen uitroeien? Als dat zo is, zou voor de totale ontwrichting van dit ecosysteem, het grootste tropische meer ter wereld, niet meer nodig zijn geweest dan een initiatiefrijke man met een emmer.

Het is vervelend voor deze visjes dat ze niet warm zijn, geen haar hebben en in troebel water huizen. Ze krijgen nauwelijks

aandacht. Maar het zint me niet dat ze onopgemerkt zouden verdwijnen. De veranderingen die in het Victoriameer plaatsvinden, had niemand in detail kunnen voorspellen. Achteraf valt er wel iets te begrijpen. Maar laat ik beginnen te beschrijven wat er te zien was; wat deze visjes zo bijzonder maakte.

## Eindnoten:

1 P.H. Greenwood (1981). *The Haplochromine Fishes of the East African Lakes*. Kraus Int., München.
2 C. Lévi-Strauss (1981). *Het wilde denken*. Meulenhoff, Amsterdam.
3 C.D.N. Barel, W. Ligtvoet, T. Goldschmidt, F. Witte, P.C. Goudswaard (1991). The haplochromine cichlids in Lake Victoria: an assessment of biological and fisheries interests. In: M.H.A. Keenleyside (ed.): *Cichlid Fishes, Behaviour, Ecology and Evolution*. Chapman and Hall, Londen, p. 258-279.
4 T. Goldschmidt, F. Witte (1992). Explosive speciation and adaptive radiation of haplochromine cichlids from Lake Victoria: an illustration of the scientific value of a lost species flock. *Mitt.Int.Verein.Limnol.* 23:101-107.
5 P.R. Grant (1986). *Ecology and Evolution of Darwin's Finches*. Princeton Univ. Press, Princeton, N.J.
6 L.C. Beadle (1981). *The Inland Waters of Tropical Africa*. Longman, Londen.
7 M.H.A. Keenleyside (1991). *Cichlid Fishes, Behaviour, Ecology and Evolution*. Chapman & Hall, Londen.
8 G. Fryer, T.D. Iles (1972). *The Cichlid Fishes of the Great Lakes of Africa: Their Biology and Evolution*. Oliver and Boyd, Edinburgh.
9 D.J. Futuyma (1986). *Evolutionary Biology*. Sinauer Ass., Sunderland, Mass.

## 2 Allesbehalve een ooghapper: vertakking van vormen

### Mwanza, 1981

Eerst die reis. Er komt geen einde aan. Met Aeroflot naar Moskou, via Caïro naar Aden. Landerig rondhangen op vliegvelden en pas na dagen de eindbestemming, Dar-es-Salaam. Vier dagen later naar Mwanza in een spookvogel, een vrijwel léég vliegtuig, waarvan me herhaaldelijk gezegd was dat het boordevol zou zitten; alle plaatsen waren gereserveerd. Pas na dagenlang aandringen heb ik een stoel kunnen bemachtigen. Waar zijn al die mensen die een kaartje hebben? Vliegen we eigenlijk wel? Ik hoor niets en voel steeds minder. Mijn benen zijn in een diepe slaap verzonken en de gevoelloosheid breidt zich langzaam maar zeker uit naar mijn middel. Waarom heb ik voor deze verbanning gekozen? Ben ik ertegen opgewassen ergens aan te komen, een plek te veroveren, een eigen nis te scheppen?

Het toestel gaat lager vliegen en even later nog lager, alsof het traag een trap afschrijdt over een loper van mist. Voor ons het blauwe meer, papyrusmoerassen langs de oevers, drassige velden. Palmen als inktspetters langs rode wegen en paadjes. Lemen hutten en kleine stenen huizen met daken van golfplaat. Afrikanen die snel groter worden, gewicht krijgen. Zilverreigers, zo onbeweeglijk, zo wit alsof ze uit het groen zijn geponst. Word ik verleid door een landschap?

Het vliegtuig raakt herhaaldelijk de landingsbaan en beëindigt stuiterend de droom. Maar zodra het toestel stilstaat, begint het weer: een strelende wind bij het betreden van de vliegtuigtrap. Zware, vette geuren en een aangename warmte. Kon ik hier maar

even gaan zitten om Mwanza te aanschouwen alvorens me erin te begeven. Er wordt in mijn rug geduwd.

Ik daal de trap af en slenter in de richting van de wachthal. Daar volgt een ontluisterende ontmoeting. Want wie staan me op te wachten? De mensen die ik ontvlucht dacht te zijn door Nederland te verlaten. Ze grijnzen naar me en hoe langer ze daarmee doorgaan, des te zekerder weet ik dat dit op een dag voorgoed ophoudt. De Europeanen, voornamelijk roodverbrande landgenoten, komen dicht om me heen staan. Een van hen raakt me al aan.

'Daar hebben we het nog wel over.'

'Ze zullen het nooit leren.'

Rondom mij gonzen stemmen: 'Jawel, langzaam...'

'De Tanzanianen...?'

'Nooit. Dat hebben we nu vijftig jaar lang geprobeerd...'

Wij, ze, het? Waar ben ik beland? Zijn hier Tanzanianen? Ik zie alleen de ontgoochelde Europeanen die me omsingeld hebben. Jawel, gelukkig; met een wijde boog zeilt een enkel zwart hoofd als een elektron heen om deze witte kern van kankeraars. Heb ik achtduizend kilometer gereisd om in een fuik van Europeanen terecht te komen? Ik vlucht naar de wc. Ach, wat is vijf jaar op een mensenleven, houd ik mezelf voor, doe toch niet altijd alsof je in Bergen-Belsen aankomt. Er zijn vast aardige mensen bij. Direct zeggen dat je niet van spelletjes houdt.

Terwijl ik heftig overgeef boven een wc vol uitwerpselen maar zonder water, zoek ik steun bij dat zwijgende hoofd dat ik tussen de Europeanen ontdekte: wilde, donkerbruine krulletjes, een enigszins rond gezicht met wakkere ogen. Een driftig temperament. Net Rembrandt. De jonge Rembrandt verzeild geraakt in de gezondheidszorg of kunstmestbranche?

Binnen een halfuur heb ik begrepen dat ik een 'alleenstaande' ben en vooral dat je dat beter niet kunt zijn. Naar aanleiding van mijn vraag naar huisvestingsmogelijkheden werd me te verstaan gegeven dat ik geen kans maak. Recht op een huis uit het huizenbestand van de 'Nederlandse gemeenschap' hebben alleenstaanden pas als alle gezinnen voorzien zijn van een riante woning. Tot die tijd zijn ze ertoe veroordeeld op een hotelkamer te verblijven op eigen kosten, of zelf voor een huis te zorgen. Voor mij is dat niet zo erg. Ik voel er toch niet veel voor in een villawijk tussen

Europeanen te gaan wonen.

Bij toeval hoorde ik dat er een retraitecentrum van de witte paters leegstaat. Weliswaar met lekkend dak, maar daar is iets aan te doen. Het ligt op het hoogste punt in de wijde omtrek, boven op de Luguruberg, twaalf kilometer buiten Mwanza. Geen enkele *expatriate* wil er wonen, omdat een geestelijke er ooit, jaren geleden alweer, door inbrekers om het leven werd gebracht. De top van deze berg staat bekend als een geïsoleerde, gevaarlijke plek. Ik zou graag de beheerderswoning huren, maar een missionaris op het kantoor van het diocees vertelde me dat de missie het huis wil reserveren voor een gezin. Nadat ik dit te horen had gekregen, liep ik de stad in. Ik vreesde dat ik terecht zou komen op een deprimerende hotelkamer in het stoffige centrum van Mwanza. Maar slenterend langs de straten kreeg ik een plan en voerde het enkele dagen later uit. Ik leende van een mannelijke expatriate een zorgelijk kijkende vrouw met een klein kind. Met haar aan mijn zijde en het kind aan de hand heb ik nogmaals gevraagd ‘of het niet mogelijk zou zijn...’ Een vriendelijke missionaris uit Boxtel, een ander dan ik bij mijn eerste bezoek getroffen had, en een struise non hadden mededogen en het verdoolde jonge gezin had eindelijk een onderkomen.

Inmiddels was het 1982 en woonde ik al maanden op de Luguruberg. Echt alleen was ik daar niet. Levocatus Enoka, de bewaker, hield voor de missie toezicht op de gebouwen van het retraitecentrum. Hij was bovendien *mganga*, traditioneel genezer, en hield praktijk in een gebouw vlak bij de beheerderswoning. Ook Mhoja en Elimo woonden op de berg, in een klein huis, op een steenworp afstand van het mijne. En er kwamen af en toe gasten. Onder hen waren wetenschappers van Europese en Amerikaanse universiteiten: biologen, paleontologen en antropologen. Deze gasten voelden zich vaak ontheemd - vooral als ze voor het eerst in Afrika waren - en klampten zich direct na aankomst als drenkelingen aan me vast. Dat kwam goed uit want ik hunkerde naar contact met geestverwanten en die bleven zo ten minste in de buurt. Omdat ze beter op de hoogte waren van de laatste ontwikkelingen op het vakgebied dan ik, vormden ze een belangrijke bron van

inspiratie. Bovendien hadden ze kaas, drank en batterijen.

Het is in de namiddag. Na het werk loop ik met Izaac, een antropoloog uit Leiden, vanaf het instituut naar huis. We passeren de akkers van kleine boeren. Er is de afgelopen maand nauwelijks regen gevallen. De maïs staat er beroerd bij.

‘Waarom bevloeien de boeren hun akkers niet?’ vraagt Izaac. ‘Het is nog geen honderd meter naar het meer.’

‘Boeren hebben geen geld voor een pompsysteem. Of de pomp wordt gestolen. Of hij gaat stuk en er zijn geen onderdelen. Of dieven snijden armbanden uit de plastic buizen waar het water door loopt. Het is riskant iets te ondernemen,’ zeg ik.

‘Maar waarom vormen ze niet af en toe met een stel mensen een rij om emmers water door te geven vanaf het meer? Elke dag een uurtje en ze zouden zich geen zorgen hoeven maken over het mislukken van de oogst.’

We treffen een boerin op haar akker, een vrolijke vrouw. We maken een praatje en dan vraag ik ernaar:

‘Het kán nog gaan regenen,’ zegt de vrouw opgewekt. ‘Misschien vanavond al.’

We schieten in de lach: ‘Ja, wie weet.’

Het antwoord van deze boerin trof ons als fatalistisch. Bestaat er zoiets als een islamitische attitude?

> *Allah bezit alle eigenschappen van mensen in absolute zin: Hij weet meer dan de grootste geleerde, Hij is de Rechter van alle rechters, Hij is de beste Beschermer, de zekere Redder; als de boeren om regen bidden, dan smeken zij de Edelmoedige, de Gever, de Begunstiger, Hem die het graan doet groeien, Hem die alle dingen maakt en weer afbreekt. En hier komen wij aan een fundamenteel geloofspunt in de islam, dat dikwijls fatalisme genoemd wordt:* Mambo Mungu atendaye, *aldus is dat samengevat in een Swahili-spreekwoord: ‘Van alle zaken is God de Maker.’ Dit moet men letterlijk opvatten: er is niets dat de mens zelf doet, zonder dat de Heer het eerst gewild heeft. Wat Hij wil, gebeurt; wat Hij niet wil, gebeurt niet. Aan de mens komt geen initiatief toe, wij handelen slechts, bestuurd door Zijn wil... Zo is ieder mens Abd-Allah*,

> *slaaf van God, zo wordt de voornaamste bezigheid van de mens, veel belangrijker dan ploegen en zaaien, het prijzen van de Heer door het eindeloos herhalen van deze lofnamen, deze beschrijvingen van Gods onmetelijke grootheid*.[10]

We nemen afscheid van de vrouw en lopen bergopwaarts.

'Veel draait om regen. De mensen spreken erover alsof het om een personage gaat: hoe de Regen komt aanzeilen, verlossend valt of zich gedeisd houdt achter een heuvelrug. Vertelde ik van de regenmeter?' vraag ik aan Izaac. 'Al maanden lees ik elke morgen vroeg af hoeveel millimeter regen er gevallen is. Daarna gooi ik het glas van de meter leeg, zet het terug in zijn houder en maak een aantekening. Op een morgen, na een geweldige stortbui, ging ik nieuwsgierig kijken hoeveel er gevallen was. Tot mijn verbazing was het glas leeg.'

Izaac kijkt me vragend aan.

'Mama Theresa, die af en toe in huis helpt, had begrepen dat het water uit dat glas moest en wilde me werk uit handen nemen. Direct als ze 's morgens aankwam, nog voordat ik wakker was, goot ze het glas leeg. Het vervelende is dat ik niet meer kan achterhalen wanneer ze daarmee begonnen is. Zo schrijdt de wetenschap voort. Langzaam, maar waardig.'

'Wat wil je eigenlijk weten?' vraagt Izaac.

Ik vat samen: hoeveel millimeter regen er valt, hoe hard het waait, hoe diep het licht doordringt in het water en van welke golflengte het is. Zo hoop ik erachter te komen hoe het komt dat de meeste furu broeden in bepaalde seizoenen en niet het hele jaar door. In de droge tijd, als er harde winden waaien, wordt het water in het meer volledig gemengd. De gelaagdheid verdwijnt. Watertemperatuur en zuurstofgehalte zijn van oppervlak tot bodem vrijwel gelijk. Door de werking van de wind wordt de modderbodem opgewarreld, zodat bezonken voedingszouten weer terugkomen in het water en door algen kunnen worden opgenomen. Dat leidt tot algenbloei: van de ene week op de andere kan het water ineens groen zijn. Bloei van algen betekent een overvloed aan voedsel voor het dierlijke plankton dat van deze algen leeft: er volgt snel een bloei van dierlijk plankton. Vlak voor deze planktonbloei broeden de meeste furu. De vrouwtjes die de eieren in de

bek uitbroeden, laten hun jongen precies op tijd los, zodat ze zeker te eten hebben als ze de bek van de moeder definitief verlaten. Er is een plan de Tanzanianen voor te stellen niet met commerciële treilers te vissen in die broedperiode, zodat de nieuwe generatie vis een kans krijgt.[11] Maar dan moet eerst preciezer bekend zijn hoe het ecosysteem in elkaar zit. Een vaste datum aanwijzen waarop het seizoen gesloten wordt, is gevaarlijk, want het ene jaar is het andere niet en het gemiddelde jaar bestaat niet. Ik spreek vaak met de lokale biologen over mijn streven: aan het aantal omwentelingen per uur van een windmolentje te kunnen zien binnen hoeveel dagen de vrouwelijke furu een muil vol jongen zullen hebben. Dat vinden ze wel mooi, geloof ik. Daar zit een zekere magie in.

'Hebben de Tanzanianen enige affiniteit met jullie bezigheden?'

'Weinig,' antwoord ik. 'De meeste mensen, zelfs als ze hoog zijn opgeleid, hebben de grootste moeite te overleven. Zolang iemand niet zeker kan zijn van twee maaltijden per dag, is er geen tijd om te piekeren over de evolutietheorie. Vis is natuurlijk een essentiële eiwitbron. Er is belangstelling voor de toepassingsmogelijkheden van ons werk, maar niemand hier komt toe aan evolutietheorie, of natuurbescherming. Wie weet houdt dit de mensen bezig?'

Ik raap een verfomfaaid papiertje van het zandpad en lees voor: 'How sugar is produced from sugar cane. Sucrose or sugar is manufactured in the leaves of the plant by photosynthesis...'

Even later buigt Izaac voorover, pakt een krantesnipper op en leest: 'Our objective was to cultivate a further and deeper understanding of Socialism and Selfreliance. The Party ideology and its implications...'

Het zandpad is schoon. Maar in de berm liggen papiersnippers, vruchteschillen en een enkel stuk plastic. Ik val in zodra Izaac is uitgesproken, voorlezend van een juist opgegraven vodje: '...durch der Engel Halleluja, tont es laut von fern und nah: Christ der Retter ist da.'

Plotseling zijn we omringd door kleine kinderen die enthousiast meehelpen zoeken naar papiersnippers.

'Kijk *Mzungu*, zwerver, voor jou,' zegt een verlegen lachend jongetje met een hemd vol gaten als enig kledingstuk. Hij overhandigt me een stuk karton.

Ik bedank hem en lees voor, terwijl het jongetje op en neer springt

van plezier: ‘It is fantastic what money can buy; “TROPICANA”.’

De letters staan boven een foto van twee Afrikanen in zwart pak die sigaretten roken. Ze dragen witleren schoenen en zitten op een bank in een poenig interieur. Zoekend, rapend en beurtelings voorlezend lopen we bergopwaarts over het zandpad. We vinden geen énkel fragment van een in het Swahili of Sukuma gestelde tekst. De stoet kinderen die met ons meeloopt groeit gestaag.

‘Dit is het enige echte probleem,’ zeg ik tegen Izaac. ‘Als er acht miljoen Tanzanianen waren en bleven, in plaats van de ruim twintig miljoen die er nu zijn, was hier niets aan de hand. De bevolking groeit jaarlijks met ruim vier procent. Malthus[12] zou een hartverlamming krijgen als hij deze zwerm peuters uit de bosjes zag komen. De hel die hij voorspelde kan niet ver weg zijn.’

De kinderen krijgen er niet genoeg van ons te groeten: ‘Good morning father’ en ‘good morning teacher’ klinkt het om ons heen.

Boven op de berg aangekomen passeren we de ingestorte kapel, waarvan nog een enkele muur half overeind staat. Kiokikote, een lief zwerfhondje dat op een dag kwam aanlopen en nooit meer is weggegaan, rent ons uitgelaten tegemoet. Ik schop tegen een afgezaagde gascilinder die ooit dienst deed als kerkklok en zeg: ‘Op deze plaats had ik een kippenhok willen bouwen, maar dat idee stuitte op hevig verzet van de Tanzanianen. Geen kippen op gewijde grond. Ik heb ervan afgezien.’

Op de roodbruine tegelvloer van het voormalige godshuis staat een verroeste balans, omringd door stukken ijzeren pijp en halfvergaan riet. Naast de balans steekt een schuingezakt ijzeren kruis uit het puin. Met witte kalk is een brede lijn op de tegelvloer geschilderd die een flinke rechthoek afbakent maar vlak voor hij stuit op zijn eigen begin, deinst hij terug en duikt naar binnen, de beslotenheid van de rechthoek in. De lijn loopt na een zoekend zigzaggen dood in de holte van een V en wordt door vijf cirkels, drie grote en twee kleinere, omsingeld. Over het teken rennen hagedissen met paarse koppen en donkerblauwe lijven heen en weer. Ze maken schokkende verticale bewegingen met hun kop en schieten weg, zodra het spookbeeld ‘mens’ verschijnt op hun voorwereldlijk netvlies.

Op deze plek, waar weinig mensen komen, zit het vol dieren.

Klipdassen, die verwant zijn met olifanten, maar ogen als forse marmotten, slaan alarm zodra we te dicht in de buurt komen. Ze rennen recht omhoog tegen de steile rotsen en blijven op veilige hoogte doodstil zitten als een verzameling grijze theemutsen. Izaac ziet ze niet. Ik wijs ze aan. Hij ziet ze nog altijd niet. Dan ziet hij ze plotseling wel. Drie, zeven, tientallen. Het zal hem niet meer lukken de klipdassen níet te zien. Hij is voorzien van een 'zoekbeeld'. Grote afwezige is de luipaard. Toen de luipaarden nog veel voorkwamen hielden ze het aantal klipdassen in toom, maar sinds zij verdwenen zijn, is het aantal klipdassen razendsnel toegenomen. We gaan zitten op de rotsen en zwijgen. Ik stel homerische vergelijkingen samen met de volgende ingrediënten: overbevolking, luipaard, mens, klipdas en katholieke kerk.

De strakblauwe hemel wordt bespetterd met vlekken. Zwarte wouwen die hoog in de lucht zeilen. Ze trekken een wervelend spoor van lange doorlopende lijnen binnen de begrenzing van de warme luchtstroom waarop ze zweven. Lyrisch en klaar.

Vanaf dit hoogste punt is er uitzicht rondom. Driehonderdzestig graden. Naar het oosten het woeste, rotsachtige Sukumaland; naar het zuiden de Mwanzagolf, die zich na lang aarzelen eindelijk vertakt. Achteraf beschouwd een aarzeling die terecht was. Want welk Afrikaans water zou 'arm van Smith' of 'arm van Stuhlmann' willen heten? Welk water zou vernoemd willen worden naar een organisator van strafexpedities, al maakte die zich misschien verdienstelijk voor de zoölogie door in het voorbijgaan een schepnet door het water te halen en enkele exotische watervlooien naar Bismarcks biologische staf te sturen? Naar het noorden en westen vista's op de golf en het meer in de verte, een zee. Bij helder weer is het eiland Ukerewe te zien als een vage streep.

We staan op en lopen voor mijn huis langs.

'Het doet me denken aan een kleine villa van Palladio,' zegt Izaac.

'Maar minder comfortabel,' antwoord ik.

Het dak lekt nog altijd op enkele plaatsen. Ik heb er weinig last van gehad, want sinds die stortbui in april is er nauwelijks regen gevallen. Af en toe een buitje. Dan is het zaak dat er geen lampen branden. Wanneer de stroom is uitgevallen, staat de cassetterecorder altijd op *play* om het direct te merken als de elektriciteit terug

is. ‘Nur weiter denn, nur weiter’ komt dan langzaam op gang, maar soms kan het voltage flink doorschieten tot boven de 300 volt. Ik weet niet van wie deze bariton is die bij 220 volt zo warm en wendbaar klinkt. Stijgt het voltage boven de 250, dan gilt de stem snerpend en raakt iets in Kiokikote. Hij begint vreselijk te huilen alsof beelden uit zijn helse jeugd hem plotseling komen lastig vallen. Even later huilen er tientallen honden op andere erven tot in de wijde omtrek. Als wolven janken ze met Schubert mee.

Uit het retraitecentrum klinkt een enkele maal gezang van geestelijken, maar dat komt zelden voor. Het grootste deel van de tijd is het doodstil. De meeste gebouwen staan leeg en worden langzaam maar zeker onttakeld. Allereerst de ruitjes, vervolgens de dakbedekking van golfplaat en zo verder. Ik voel me omringd door skeletten. Het verst is het ontbindingsproces voortgeschreden in het gebouw waarin zich de slaapcellen van de geestelijken bevinden. Het is overwoekerd door planten en schimmels. De vochtige muren zijn druk bevolkt met hagedissen. Er nestelen vogels op de kleerkasten. Door de gangen rennen bavianen. Ze gebruiken wrakkige beddespiralen als trampoline. In de holle oranjerode bakstenen waaruit het gebouw is opgetrokken, huizen smaragdgroene slangen met zwarte stippen. De stenen zijn van Europese makelij. Ze zijn per schip aangevoerd en werden van Dar-es-Salaam naar Mwanza getransporteerd. Wat een waanzinnige reis... Honderdduizend bakstenen op weg naar een land vol rivierklei. Honderdduizend bakstenen op zee, dobberend in het Suezkanaal, de Indische Oceaan op, richting Comoren... Enkele bakstenen houden het voor gezien, slaan over boord. Zinkende tekens die de coelacanten wekken uit hun droom, die honderden miljoenen jaren duurde.

Ik wijs Izaac, die de berg heeft verkend, een zilvergrijs water in de verte. Het vrouwenmeertje, dat van de Mwanzagolf gescheiden is door een papyrusmoeras en een smalle strook land.

‘Zie je die spiegelende vlek? De Sukuma waarschuwen ertegen daar 's nachts te gaan varen. Wie het toch waagt wordt geënterd door drommen zwaarlijvige vrouwen. Ze klimmen de boot in. Méér vrouwen dan een man in een heel leven bij elkaar droomt. De bemanning wordt met boot en al verpletterd door vrouwenvlees.’

‘Hé, een raaf,’ zegt Izaac.

Het is Cas, de zwarte raaf met witte nek, die me elke morgen om klokslag zeven uur wekt. Cas krast en vliegt met gespreide vingers de berg af in de richting van de golf.

## Het T-Fordje

Het werk aan de soorten in de Mwanzagolf begon letterlijk bij het begin, want behalve het werk dat Greenwood in de jaren vijftig aan de Oegandese kant van het Victoriameer had gedaan, was er geen veldwerk om op voort te bouwen.[13]

De namen van de meeste soorten in de Mwanzagolf zijn niet te vinden in wetenschappelijke tijdschriften of encyclopedieën, laat staan dat er iets bekend zou zijn over hun plaats in het ecosysteem, hun onderlinge relaties of hun ontstaan. Wij, de biologen van HEST, hoefden niet te beginnen met het doorlezen van een bibliotheek vol droge artikelen - die zouden we later zelf wel schrijven - maar voeren met ons houten bootje de Nyegezibaai uit en ritsten links en rechts het boordevolle meer open. 's Nachts lukte het een enkele keer zelfs om met de hand vissen van het wateroppervlak te scheppen. De dichter Valéry schreef:

> *Niets zit beter in elkaar en niets appelleert met meer charme aan ons gevoel voor ruimtelijke vormen en ons instinct om eigenhandig vorm te geven aan wat we verrukt zouden betasten, dan dit (...) juweel dat ik streel en waarvan ik de oorsprong en de bestemming een poosje niet wil kennen*.[14]

Tussen ons en de visjes liep het anders. Wij kwamen er niet aan toe dieren te ondergaan zoals ze waren. Integendeel, bij het zien van een nieuw dier werden onmiddellijk allerlei hypothesen geformuleerd om erachter te komen wie we voor ons hadden. Hoe zou ik ooit kunnen leren al die visjes uit elkaar te houden? Honderden nauw verwante soorten. Waren het eigenlijk wel biologische species? Zou het niet een nieuw verschijnsel kunnen zijn, een reusachtige soort met honderden maskers, waarachter een en hetzelfde genoom schuilging? Ik was er steeds minder zeker van wat een soort is. Het begrip loste op naarmate ik er langer over nadacht.

Elke greep op het systeem verdween. Schreef ik in het begin nog opgewekt ‘luctor et emergo’ boven mijn brieven, na een half jaar was dat veranderd in ‘luctor’ en ten slotte schreef ik niets meer, maandenlang.

Om niet te verdrinken in de complexiteit van het ecosysteem besloot ik na te gaan wat er gebeurde vanaf het ogenblik dat een visje verstrikt raakte in een van onze netten. Enige uren later dreef in de formaline naast zijn lijk een etiket met kort commentaar: een voorlopige naam, een datum, een tijdstip en een aanduiding van plaats. Wat was er gebeurd?

Zodra de vangst aan boord was, werd ze omgekeerd in een ruime vierkante bak met ijs. Ik sorteerde de vangst, die meestal bestond uit enkele honderden visjes, op lange houten tafels in de gang van het laboratorium. Daarbij kostte het grote moeite om de dieren niet in een bepaald kleur- of vormritme te rangschikken, maar ze op soort te leggen in de eeuwige rijen van twee: mannetjes, vrouwtjes. Allereerst werden mannetjes in groepen verdeeld op grond van kleur- en vormovereenkomsten en vervolgens werden bij elke groep mannetjes de grauwgrijze vrouwtjes gezocht, die soms een zelfde kleur- en vlekkenpatroon hadden, maar fluisterend, ingehouden.

De determinatie van de dieren had onmiskenbaar een *arty aspect*, waarbij expertise en intuïtie van de taxonoom een rol speelden. Een taxonoom pretendeert het relatieve belang te kunnen afwegen van een groot aantal kenmerken die zich niet gemakkelijk in getallen laten vangen. Zo komt hij tot de soortbepaling van een dier. Jammer genoeg verloochenen veel taxonomen deze intuïtieve kant van hun vak. Dolend in de marge van de wetenschap, vaak geminacht door experimenteel werkende onderzoekers, hunkeren ze naar erkenning door de ‘harde’ natuurwetenschappers. De experimenteel werkende biologen vergeten vaak dat ze nergens zouden zijn zonder de expertise van ervaren taxonomen. Desondanks wordt er hard gewerkt aan het uitroeien van de taxonoom, de enige die namen van bedreigde diersoorten kent. Straks zitten we met al die rekenaars en genenfrikken en zijn er geen biologen meer te vinden die soorten kunnen determineren en die naar dieren en planten kijken.

Wetenschap of geen wetenschap, voor het slachtoffer maakte

het weinig uit. Hij belandde onherroepelijk in een pot met sterk water, vergezeld van veronderstelde soortgenoten. Zo ontstonden dus soorten op sterk water, taxonomische soorten. De taxonomische soort komt voort uit de praktische noodzaak om een dier te classificeren. Een onderzoeker kan nu eenmaal niets beginnen met een ongeordende berg visjes. Maar het is niet gezegd dat de ordening die een bioloog aanbrengt in zijn materiaal een natuurlijke ordening weerspiegelt, ook al is dat het streven. In het ideale geval zal de taxonomische soort, de kunstmatige die gehuld gaat in een walm van formaline, alcohol of kamfer, naadloos samenvallen met de populatiegenetische soort: de concrete species die bestaat uit zwemmende, zwevende, vliegende, lopende of juist doodstil zittende dieren. Kruisen individuen die ondergebracht worden bij verschillende taxonomische soorten, niet met elkaar in de natuur, met andere woorden, bestaat er een voortplantingsbarrière tussen deze dieren, dan vallen taxonomische en populatiegenetische soort samen. Maar juist in dynamische ecosystemen, waarin nog altijd nieuwe soorten ontstaan, is het lang niet altijd mogelijk te zeggen tot welke van twee soorten in statu nascendi een dier behoort. Juist datgene wat deze visjes intrigerend maakt, het ontstaan van nieuwe soorten voor de neus van de beschouwer, werd voor mij tegelijkertijd een bron van frustratie.

Specialisten die zich bezighouden met het soortbegrip, verzuchten van tijd tot tijd dat ze niet meer weten wat een soort is, terwijl de biologische species toch dikwijls wordt beschouwd als de enige echt bestaande taxonomische categorie. Verdwijnt de mens van de aardbodem, dan zal hij menselijke abstracties als rijk, klasse, orde, familie, en geslacht meesleuren in zijn graf, maar de biologische soort maakt kans de mens te overleven. Soorten definiëren immers zichzelf en zijn, uitgezonderd enkele parasieten en een aantal alleen nog in gevangenschap voorkomende species, niet op de mens aangewezen. Sterker, ze zullen veel beter af zijn zodra de mens is opgekrast.

Het geven van een dwingende definitie van biologische soorten is lastig, misschien zelfs onmogelijk. De omschrijving van de sociobioloog en natuurbeschermer Edward Wilson voldoet redelijk voor dieren met een seksueel voortplantingssysteem:

> *(...) species are regarded conceptually as a population or series of populations within which free gene flow occurs under natural conditions.*
>
> *This means that all the normal, physiologically competent individuals at a given time are capable of breeding with all the other individuals of the opposite sex belonging to the same species or at least that they are capable of being linked genetically to them through chains of other breeding individuals. By definition they do not breed freely with members of other species*.[15]

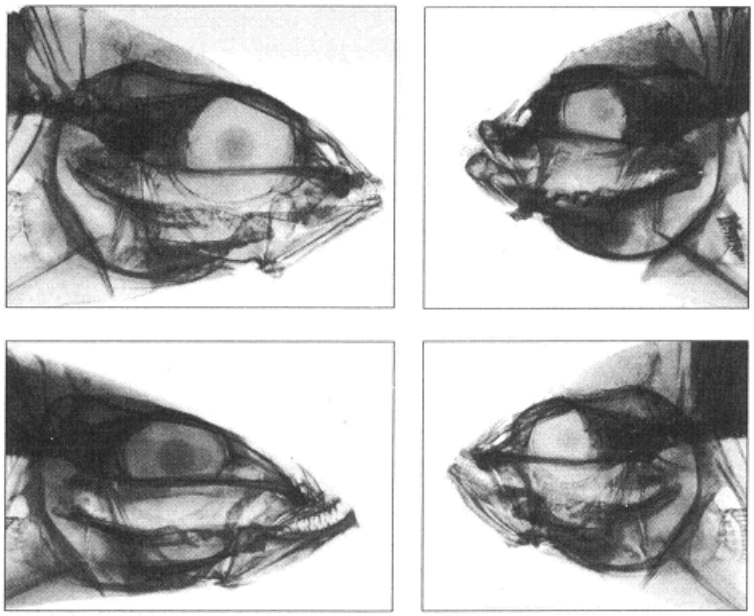
Leverde het determineren van furu problemen op, dan werden ze onderworpen aan een bombardement van metingen dat vergelijking mogelijk maakte. In de eerste plaats was dat vergelijking met een tot op het kleinste bot geanalyseerde furu uit het Oegandese Georgemeer. De Leidse anatomen hadden uitputtende beschrijvingen gegeven van de anatomie van een soort die beschouwd werd als een Jack-of-all-trades, het T-Fordje onder de cichliden.[16] Met opzet was voor die beschrijvingen een dier gekozen met een algemeen voorkomen. Deze Haplochromis elegans benaderde naar het idee van de anatomen in bouw en gedrag zo dicht mogelijk de hypothetische rivierbewonende vooroudersoort van de meerbewoners. Pas nadat gedetailleerde basiskennis over de bouw van het skelet, de sculptuur van de individuele botten, de spieren en het bindweefsel was verkregen, werd het mogelijk soorten te vergelijken en de vaak subtiele verschillen ondubbelzinnig vast te leggen.

Een organisme kan worden opgevat als een driedimensionale legpuzzel. Pas als alle stukjes van de puzzel op elkaar zijn afgestemd en tezamen een geïntegreerd geheel vormen, kan het organisme optimaal functioneren. Een van de kenmerken van organismen is dat ze boordevol zitten; van geboorte tot dood wordt gewoekerd met ruimte. Nergens is loze ruimte en dat betekent dat elke verandering van de vorm, de afmetingen of de positie van een anatomische structuur gevolgen heeft voor andere structuren.[17]

De cichliden uit de Oostafrikaanse meren vertonen grote overeenkomst in opbouw. De elementen - dat wil zeggen botten, spieren, bindweefsel, enzovoort - waaruit de dieren zijn samengesteld,

kunnen in elk van de meer dan duizend soorten worden aangewezen. Ook de ruimtelijke ordening van de constructie-elementen is in essentie steeds dezelfde. Deze overeenkomst in bouwplan vraagt om een verklaring, maar dat geldt net zo goed voor de verschillen. Organismen zijn niet onbeperkt kneedbaar, het vermogen te veranderen is beperkt. Maar ondanks de onvermijdelijke historische en mechanische beperkingen, is er een onwaarschijnlijk groot aantal furuvariaties ontstaan op het basisthema.

De kop van een furu is een rammelkast van meer dan honderd botjes die door spieren bij elkaar wordt gehouden. Tijdens de radiatie is juist aan deze kop met veel verve gesleuteld. De vorm van schedel, tanden en bek verschilt van soort tot soort en is soms zo bizar, dat het nauwelijks voorstelbaar is dat zoiets bestaat. Soms probeerde ik soorten te determineren zonder ze in hun geheel te bekijken. Door dieren gedeeltelijk af te dekken was het mogelijk



*Röntgenfoto's van de koppen van cichlidesoorten uit verschillende Oostafrikaanse meren. Juist aan de bouw van deze koppen is in de loop van de evolutie veel gesleuteld.*

erachter te komen aan welke uiterlijke kenmerken een soort zijn identiteit dankte. Meestal waren dat kleur- en vlekkenpatroon, maar vooral ook de vorm van de kop en de tanden. Determineren zonder de kop van buiten én van binnen te hebben gezien, lukt meestal niet. De kop van een furu zit vol architectonische hoogstandjes. De kop - daarop concentreren de Leidse anatomen zich. Ze hebben er nog voor decennia werk aan. Het is zelfs taboe in de luwte achter de kop te komen.

Een volwassen furu is, afhankelijk van de soort, vijf tot vijfentwintig centimeter lang. De dieren bezitten aan elke zijde van de kop maar één neusgat in plaats van twee, zoals vele andere vissen. Het zijlijnkanaal, waarmee waterverplaatsingen waargenomen kunnen worden, is onderbroken. Deze kenmerken vallen pas op wanneer de dieren onder een microscoop worden bekeken. Direct in het oog springend zijn de gele vlekken op de aarsvin van de mannetjes, die in kleur en vorm sterk lijken op de eieren van deze vissen: een bijzondere vorm van nabootsing, automimicry. Met behulp van de bovengenoemde en nog enkele andere kenmerken is het geslacht Haplochromis ondergebracht in het Linneaanse classificatiesysteem.

In 1981 publiceerde Greenwood een grootscheepse revisie van het geslacht Haplochromis, dat tot dan toe ongeveer 120 beschreven soorten had omvat.[1] Greenwood verdeelde deze soorten over het oude geslacht Haplochromis en een aantal nieuwe geslachten. In totaal onderscheidde Greenwood in het Victoriameer negentien geslachten. Verschillende van deze geslachten zouden ook vertegenwoordigers hebben in andere Afrikaanse meren dan het Victoriameer. Greenwood zag de soortenzwermen uit de grote Afrikaanse meren als een superzwerm. Zijn revisie werd door de taxonomen van HEST niet geaccepteerd, zodat we nog altijd vasthouden aan de oude indeling: het geslacht Haplochromis, waaronder enkele honderden soorten vallen.*

Het taxonomische spel is echter om op goede gronden te komen tot een natuurlijker indeling dan de laatst gepubliceerde. Het niet-accepteren van een revisie dient te worden beargumenteerd, en

* Naast het geslacht Haplochromis worden er vier zogenaamde *monotypische* geslachten onderscheiden - geslachten die elk slechts één soort herbergen.

wel in een nieuwe revisie, in de hoop dat de taxonomische classificatie gaandeweg een steeds betere afspiegeling wordt van de evolutiegeschiedenis, de fylogenie. Dat is dan ook wat we proberen te doen. Stuk voor stuk wordt het bestaansrecht van de door Greenwood geconcipieerde geslachten onderzocht.[1819] Tot dusver is steeds gevonden dat er geen enkele morfologische grond is voor het trekken van scheidslijnen tussen Greenwoods geslachten. Het is een heidens karwei, maar uitzonderlijk is het niet. De meeste taxonomen wijden het grootste deel van hun leven aan andermans ballonnen. Ze leven ervan, prikken ze door, laten nieuwe op.

## Een waaier van vormen

Hoe maak ik een Sukuma die nog nooit een stilleven van Morandi heeft gezien, zonder gebruik van afbeeldingen duidelijk dat de schilderijen van deze schilder stuk voor stuk de moeite van het ondergaan waard zijn? Kunnen die stillevens beschreven worden zonder de indruk te wekken dat de schilderijen als twee druppels water op elkaar lijken? Zou het lukken om duidelijk te maken dat de potten en flessen op deze doeken bezield lijken te zijn? Gelukkig voor de Sukuma heb ik deze exercitie nooit uitgevoerd, maar ik zit met een soortgelijk probleem. Hoe kan ik ruim driehonderd soorten nauw verwante furu voorstellen, die op het eerste gezicht sterk op elkaar lijken, maar bij nadere beschouwing consistente vorm- en kleurverschillen vertonen?

Voor wie jarenlang intensiever omgaat met vissen dan met mensen, worden de soorten personages. De algenetende filosoof, de slakkenverslindende pooier, de muggelarvenzevende huisvrouw... met hen bracht ik mijn dagen door. Ik projecteerde menselijke eigenschappen in vissen, een gruwel in de ogen van elke rechtgeaarde wetenschapper, en zag omgekeerd vissen in de mensen. Het onderscheid viel weg. Wanneer ik boodschappen deed op de markt van Mwanza herkende ik voortdurend trekken van vispersonages in de gezichten van de Afrikanen, Indiërs en Europeanen. Ik fluisterde in het voorbijgaan hun Latijnse namen, stuitte zo nu en dan op een mens zonder dubbelganger, een van die zeldzame gezichten zonder tegenhanger onder water. Brede muilen, een onderkaak als een centenbak, of juist een onderontwikkeld kort onderkaakje.

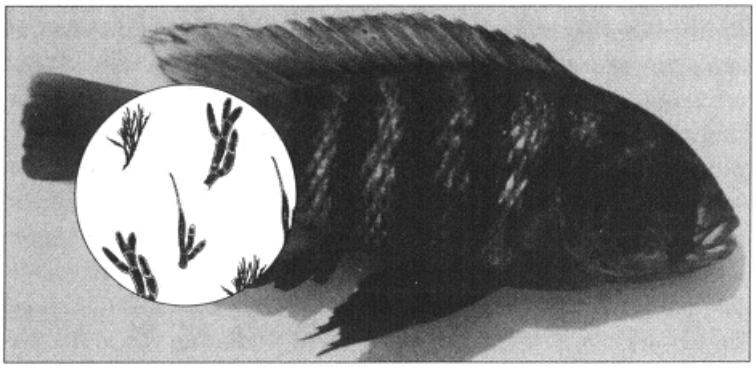
Pruimemondjes en papegaaiebekjes, uitstekende lange tanden, of een getormenteerd gebit; lippen in alle dikten, van strakke dunne tot verende dikke. Ronde, rechte en terugwijkende voorhoofden. Een glazige blik in grote bolle ogen, zware kaakspieren in een plompe kop. Ik besteedde het grootste deel van de tijd aan het observeren van de vormkenmerken van de vissen, zodat vergelijkend kijken, hoe dodelijk soms ook voor het zien, niet meer te stuiten was. Ontdekte ik overeenkomsten tussen verschillende vissoorten, dan gaf dat een plezierig gevoel. Ontdekte ik verschillen, dan gaf dat alweer een plezierig gevoel. Ik werd wanhopig van al dat plezier.

Een dier moet zichzelf actief handhaven in zijn omgeving en aan dat gegeven klampen onderzoekers zich vast bij het forceren van een indeling. Daarom worden cichliden geclassificeerd op grond van het voedsel dat ze eten of de techniek die ze gebruiken bij het verwerken van dit voedsel.[20] Deze op zich tamelijk willekeurige indeling werd door ons gebruikt.

Wat we uit het water haalden:

- *Modderhappers*. Zij voeden zich met organisch afval, detritus, op de bodem van het meer. Overal in het meer, op dieptes variërend van twee tot meer dan dertig meter, komen vlak boven de bodem massaal detrituseters voor. Er zijn zeker dertien soorten. Bij kalm weer zwemmen deze dieren door een regen van in slow motion uitzakkende kiezel- en blauwalgen, die voor een afwisseling in het voedingspatroon zorgen.

- *Algeneters*. Ten minste drie soorten zijn gespecialiseerd in het schrapen van algen van de rotsen. Langs stukken rotskust en bij de talloze rotseilandjes in het meer zijn ze altijd te vinden. Wie deze algenschrapers in de bek kijkt, ziet in boven- en onderkaak een rasp, die is opgebouwd uit een flink aantal rijen tandjes van gelijke hoogte. Andere soorten scheuren met een kleiner aantal, maar langere en scherpere tanden draadalgen van de rotsen. Weer andere zuigen aangroeisel, kreeftjes en insekten naar binnen, die op en tussen de algen leven. De rotsvissen van het Victoriameer zijn minder ver gedifferentieerd dan de rotsvissen in de oudere gemeenschappen van het Tanganyika- en Malawimeer. Ook daar komen soorten voor die algen vijlen, grof raspen of afbijten. Bovendien zijn er soorten die met lange tanden traag draadalgen kammen of juist snel maar ruw borstelen. De verschillen in anatomische graasuitrusting en techniek leiden ertoe dat elke soort een ander dieet naar binnen krijgt.



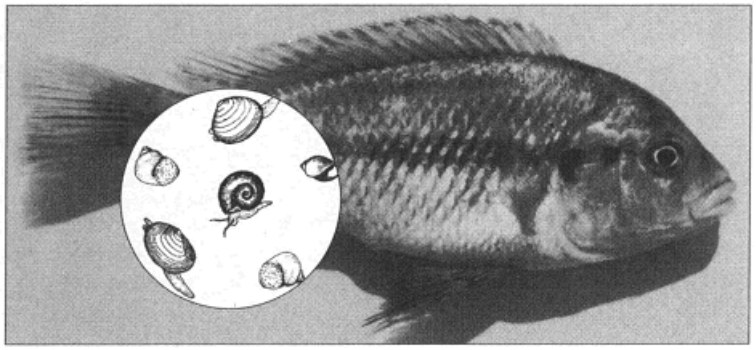
*Algeneter*

Een aantal soorten algeneters wordt altijd gevonden in de buurt van vegetatie. Deze soorten voeden zich met algen die op de stengels en bladeren van waterplanten groeien. Zelden of nooit worden ze aangetroffen tussen grazers op de rotsen, net zomin als deze laatste soorten gezien worden tussen vegetatie. Dit zijn niet de enige soorten die weinig mobiel zijn. De meeste soorten zijn extreem honkvast.

- *Bladhakkers*. Het foerageergedrag van deze soorten is nooit geobserveerd, maar hun maag- en darminhoud suggereert dat deze soorten delen van hogere planten in mootjes hakken of afscheuren.

- *Slakkenkrakers*. Van negen soorten is bekend dat ze zijn gespecialiseerd in het kraken van slakken. Twee extra 'kaken' in de keel van deze soorten zijn sterk verzwaard, bezet met tanden als molenstenen en worden door zware spieren bediend. Dit keelkaakapparaat fungeert als een soort notekraker. Behalve Haplochromissoorten komt in deze groep een ander geslacht voor: Astatoreochromis, een slakkenkraker die wijdverspreid is in Oost-Afrika.
Astatoreochromis is op verschillende plaatsen in Afrika - onder andere in Kameroen en op Zanzibar - uitgezet in irrigatiekanalen en rijstvelden, in de hoop dat hij slakken die bilharzia overbrengen, zou decimeren. Bovendien zouden de mensen de vis kunnen eten. Helaas werkt deze biologische bilharziabestrijding niet, want de vissen eten pas slakken als het echt niet anders kan. Zolang er zachte, energierijke prooien zoals muggelarven in voldoende aantallen aanwezig zijn - en dat is voor zover bekend altijd het geval - worden deze gemakkelijk te verwerken prooien geprefereerd.

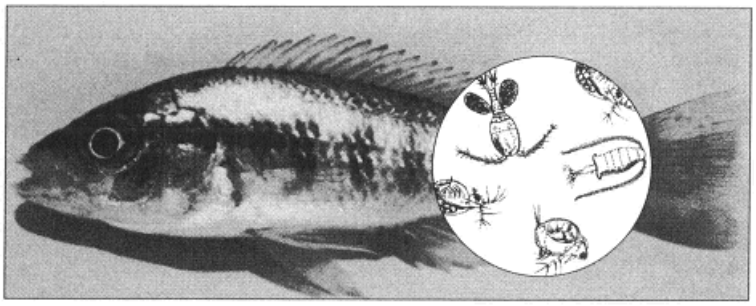
- *Slakkenwrikkers*. Een slak kraken tussen verzwaarde kaken in de keel is niet de enige manier om deze voedselbron te verwerken. Ten minste twaalf soorten benaderen en



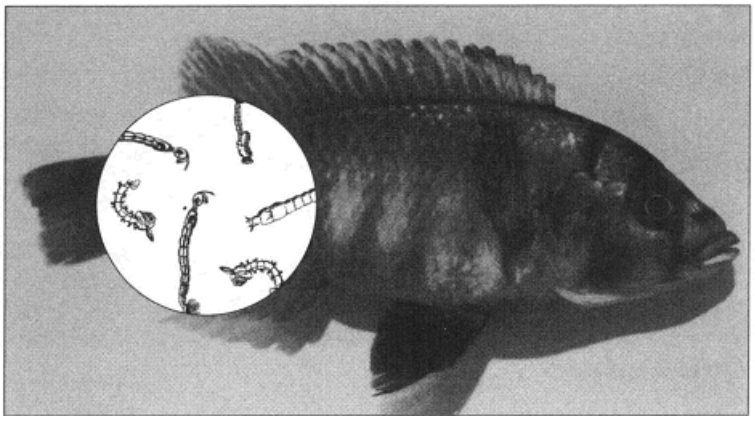
*Slakkenwrikker*

verwerken slakken op een alternatieve manier. Het keelkaakapparaat van deze dieren is niet berekend op het leveren van de kraakkracht die vereist is voor het kleinkrijgen van dikke schelpen. Deze soorten schieten op rondkruipende slakken af en proberen met lange gekromde tanden, weke delen van de slak te grijpen voor het slachtoffer kans krijgt zich terug te trekken in zijn schelp. Ze schudden de slak wild heen en weer en maken gebruik van de ondergrond door de slak daar tegenaan te drukken om vervolgens het vlees uit de schelp te wrikken. Opvallend is dat in deze groep van slakkenwrikkers vier geslachten voorkomen: het geslacht Haplochromis en daarnaast twee geslachten die alleen voorkomen in het Victoriameer en bovendien elk maar één soort herbergen.

- *Zoöplanktoneters*. Eenentwintig kleine, slanke soorten furu exploiteren het dierlijk plankton. Zoöplanktoneters komen voor in alle habitats van het meer, van ondiep tot diep. De mondholte van deze soorten is rotatiesymmetrisch en benadert de vorm van een langgerekte cilinder. Door razendsnel hun mond uit te stulpen kunnen deze die-



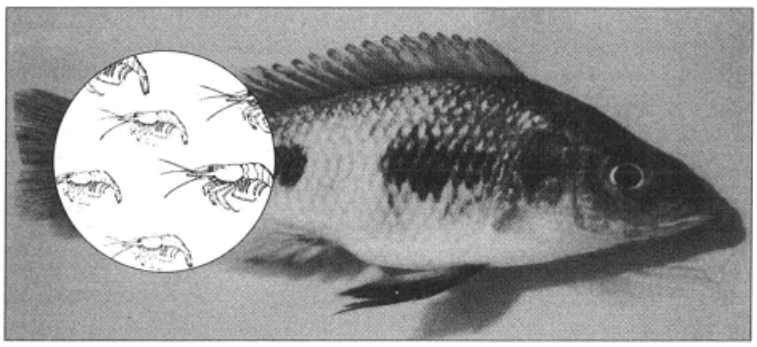
*Zoöplanktoneter*



*Insekteneter*

ren hun mondholte sterk vergroten, zodat kleine kreeftjes naar binnen worden gepipetteerd. In het open water van het Victoriameer wordt massaal gezogen. Zo efficiënt als deze zoöplanktoneters zouden de bodemgebonden slakkenkrakers en algenschrapers nooit kunnen zuigen. Bij op bijten ingestelde vissen is de rotatiesymmetrie van de mondholte opgeofferd ten gunste van structuren die de bijtkracht ten goede komen (zware bijtspieren en brede, korte kaken).

- *Insekteneters*. Lang is de lijst insekteneters, met 29 of meer soorten, maar over het uiterlijk van de meeste valt niet veel bijzonders te zeggen. Ze zijn betrekkelijk groot (7,5-13 cm), maar in veel anatomische kenmerken vertegenwoordigen deze dieren het grauwe gemiddelde. Ze happen modder en zeven daar insektelarven uit. De modder wordt via de kieuwdeksels weer naar buiten gewerkt. Afwijkend is een rotsbewonen-



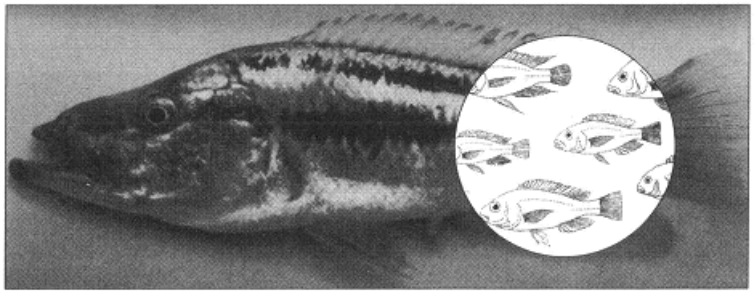
*Garnaleneter*

de insekteneter, H. chilotes, die direct de aandacht trekt door zijn uitzonderlijk dikke lippen. De dieren drukken deze stootkussens ritmisch tegen het substraat en zuigen dan insekten naar binnen. De functie van de dikke lippen zou dus kunnen zijn, dat er een zuigpompje ontstaat: de gootsteenontstopper avant-la-lettre.

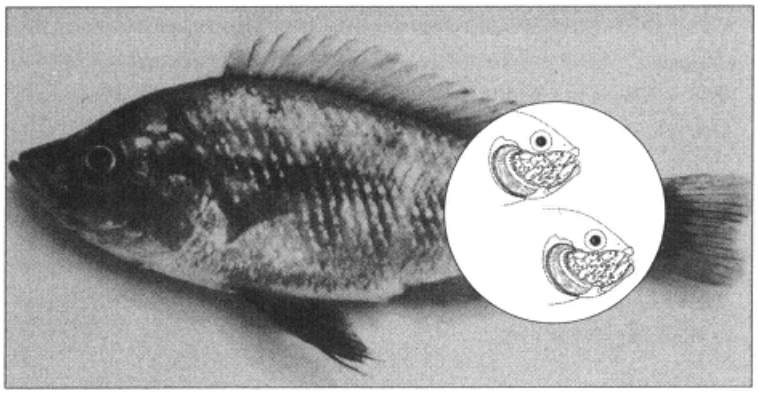
- *Garnaleneters*. Een groep van dertien soorten eet bijna uitsluitend garnaal. Deze vissen zijn tamelijk slank en hebben grote ogen, die in de smalle kop haast tegen elkaar ketsen. Hun voornaamste prooi, de kleine garnaal, Caridina nilotica, komt vanaf de oeverzone tot in diep water vlak boven de modderbodem voor. Garnaleneters komen vooral in dieper water voor.

- *Viseters*. Het aantal viseters is onwaarschijnlijk groot: meer dan 130 soorten. Daarbij zijn inbegrepen de soorten die zich voeden met delen van andere vissen of met hun embryo's. In heel Europa komen in het zoete water slechts 197 soorten vis voor, die behoren tot 26 verschillende families. Dat illustreert hoe verbijsterend de radiatie van de cichliden in het Victoriameer is. Alleen het aantal viseters al benadert het totaal aantal soorten zoetwatervis in Europa. De viseters die andere vissen in hun geheel eten, zijn grofweg te verdelen in twee groepen: dieren die in hinderlaag liggen, of veinzen dood te zijn en te voorschijn schieten zodra een prooi in hun buurt komt, en een tweede groep van, dikwijls gestroomlijnde, snellere dieren die achter hun prooien aan zitten, de achtervolgers. Deze viseters sensu stricto hebben lange scherpe tanden. Ook de tandjes op de keelkaken zijn scherp, zodat prooien gefileerd worden afgeleverd bij de slokdarm.

- *Pedofagen*. Onder de viseters vallen ook 24 soorten pedofagen, of kindereters, die zich voeden met embryo's en pas uit het ei gekomen jonge visjes. Alle soorten furu in het Victoriameer zijn muilbroeders. Het vrouwtje zwemt wekenlang rond met een bek

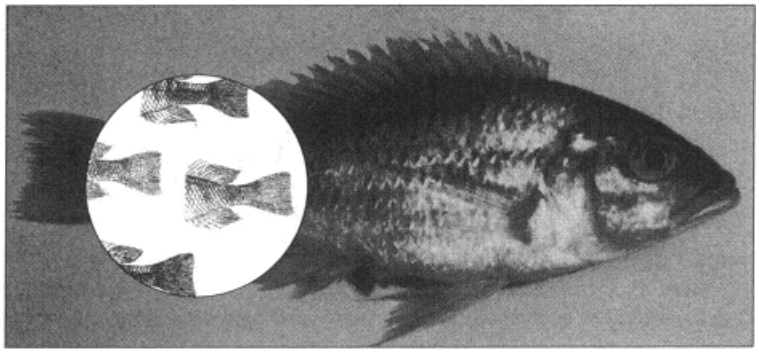


*Viseter*



*Pedofaag*

vol eieren, die zich ontwikkelen tot jonge visjes. Er is een dispuut over de manier waarop de pedofagen embryo's en jongen te pakken krijgen. In het Malawimeer komen drie soorten pedofagen voor van het geslacht Cyrtocara. Dit zijn stuk voor stuk rammers, maar elk soort ramt op zijn eigen wijze. Een soort benadert vrouwtjes uit een positie beneden en achter het vrouwtje en schiet, op een tot twee vislengtes van het broedende vrouwtje gekomen, onder een hoek van vijfenveertig graden op haar af en ramt haar keel in de tongbeenstreek. Een andere soort zwemt een halve tot twee meter onder het vrouwtje, schiet dan omhoog en ramt haar mondbodem onder een hoek van zeventig tot negentig graden. De derde soort nadert vrouwtjes van bovenaf en stort zich als een kamikazepiloot op de snuit van het slachtoffer.[21]
Greenwood beschreef een aantal pedofagen uit het Victoriameer en wees op de reductie van het aantal tanden en hun merkwaardige implantatie. Een blik in de bek van deze dieren suggereert dat ze hun tanden eigenlijk liever kwijt zouden zijn. Een aantal rijen tanden is verdwenen, maar voor in de kaak is een gedoogzone voor tanden. Ze staan er vreemd bij, dikwijls naar buiten gekromd, in plaats van naar binnen zoals op functionele gronden van een tand kan worden verwacht. Ingebed in een slijmlaag hangen ze gebogen voorover, zodat ze zo min mogelijk last veroorzaken. Bij een soort van deze pedofagen, de lippenbijter H. maxillaris, zijn de resterende tanden verder onschadelijk gemaakt doordat ze permanent bedekt worden door binnenwaarts gekrulde lippen.
Waarom is het belangrijk voor deze dieren dat ze niet bijten? Greenwood meende dat deze soorten het broedsel van een vrouwtje te pakken krijgen door haar snuit te omstulpen en haar bek vervolgens met volle kracht leeg te zuigen. Scherpe, naar binnen gekromde tanden, zouden voor dieren die op deze bizarre manier aan voedsel komen, levensgevaarlijk kunnen zijn. Een snuitomstulper met scherpe tanden zou gevaar lo-

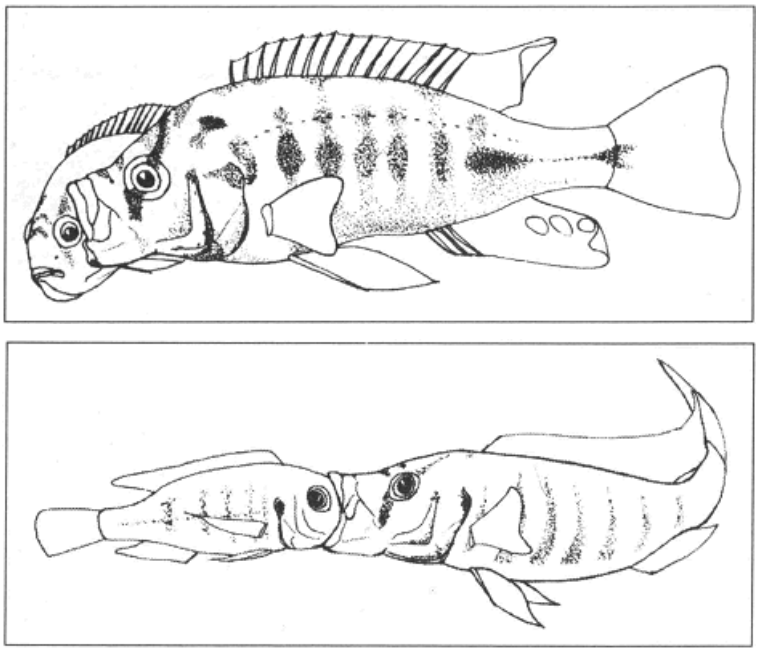


*Schubbeneter*

pen te blijven haken aan zijn slachtoffer en niet snel genoeg, of helemaal niet meer los te komen. Onwaarschijnlijk, was de reactie van Fryer op de hypothese van Greenwood. H. barbarae wordt immers ook met embryo's in zijn maag aangetroffen, maar deze soort heeft vrijliggende, scherpe tanden en mist dus de anatomische vervormingen die bij de overige pedofagen waren aangetroffen.[8]
De zoöloog Wilhelm observeerde pedofagen in aquaria en zag hoe een pedofaag, H. 'rostrodon'*, de snuit van een broedend vrouwtje omstulpte en leegzoog.[22] Greenwood zou dus gelijk kunnen hebben. Snuitomstulpen komt voor, althans in een kunstmatige omgeving. Alleen was nog niet opgelost hoe H. barbarae aan embryo's komt totdat werd gezien dat H. barbarae tijdens een balts van een paartje cichliden van een andere soort voortdurend op de loer lag. Cichliden leggen hun eieren niet allemaal tegelijk, maar in kleine porties. Werden er enkele eieren gelegd, dan schoot H. barbarae daar als een bliksemschicht op af en slaagde erin eieren te pakken te krijgen voordat het vrouwtje de kans had gekregen ze op te happen. In dit geval bleek een op anatomisch onderzoek gebaseerde voorspelling over voedselzoekgedrag, namelijk dat deze soort geen snuitomstulper kon zijn, te kloppen.[23]

- *Schubbeneters*. In de Mwanzagolf opereert een soort met het uiterlijk van een viseter, maar met de tanden van een algenschraper. Een lange rasp, opgebouwd uit elf rijen tanden in slagorde achter elkaar en beweeglijk ingeplant, bevindt zich zowel in de boven- als de onderkaak. Deze soort, H. welcommei, voert charges uit op andere vissen en raspt schubben van zijn slachtoffers. Vermoedelijk nadert de schubbenschraper met geopende bek zijn slachtoffer en stort zich op de staartstreek, die bezet is met vrij

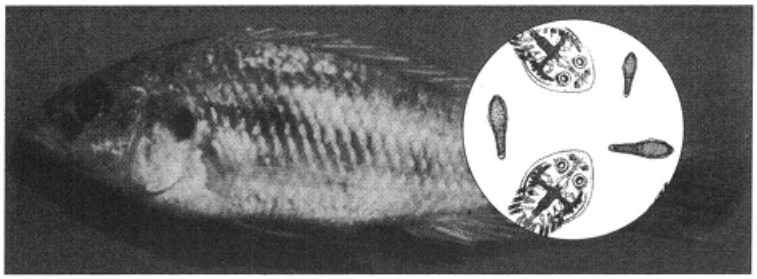
* Soorten die niet wetenschappelijk beschreven zijn, kregen een *nickname*, tussen aanhalingstekens aangegeven.



*Snuitomstulpende pedofaag zuigt broedend vrouwtje leeg*

kleine schubben. De schubben worden niet stuk voor stuk uit het lichaam getrokken, maar grof geraspt.
Schubben zijn een eiwitrijk voedsel; de energetische opbrengst van een schub ligt in dezelfde orde van grootte als die van een planktonisch kreeftje. Gunstig voor alle partijen is dat schubben weer aangroeien. In maag en darmen van de schubbeneter liggen de schubben als munten in geldrolletjes dicht op elkaar gestapeld. Aangenomen wordt dat de voorouders van sommige schubbeneters algenschrapers op de rotsen waren, die hun werkterrein hebben verlegd. Door overbevolking op de rotsen zouden ze noodgedwongen een nieuwe voedselbron hebben aangeboord. Dergelijke gedragsveranderingen leiden vaak het ontstaan in van anatomische aanpassingen. In dit geval zou dat een ontwikkeling geweest kunnen zijn van een tamelijk plompe rotsvis naar een beter gestroomlijnde, snelle jager.

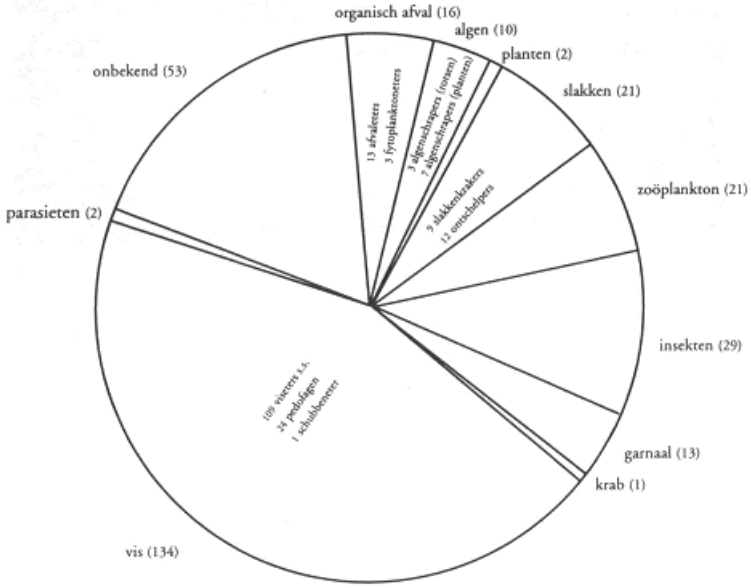
- *Schoonmakers*. Twee soorten in de Mwanzagolf eten prooien van onduidelijke herkomst. In maag en darmen lagen her en der verspreid geplooide, doorzichtige regenjasjes. Op elk jasje zijn naast elkaar twee wieltjes gemonteerd. Deze jassen zijn de pantsers van karperluizen. De mysterieuze wieltjes zijn zuignappen, waarmee deze



*Schoonmaker*

visparasieten zich hechten aan hun gastheer.[24] De analogie met levensgemeenschappen op koraalriffen drong zich steeds sterker op. Ook daar komen sterk gedifferentieerde visgemeenschappen voor, met dit verschil dat de bewoners tot uiteenlopende families behoren. Ook daar zijn schoonmakers, vissen die parasieten van andere vissen verwijderen, beschreven.

Bij het op naam brengen van de soorten uit een vangst keek ik eens in de oogkas van een vis, een gapend gat, de oogbol was verdwenen. Had hier de legendarische ooghapper zijn sporen nagelaten? Vissers van het Malawimeer vertellen verhalen over een vis, H. compressiceps, die gespecialiseerd zou zijn in het uitrukken van ogen. Waarom zou in een meer waarin snuitomstulpers, schubbenschrapers, schoonmakers, slakkenwrikkers en bladhakkers voorkomen geen plaats zijn voor een ooghapper? Waarschijnlijk is het verhaal van de ooghapper een mythe. In geen van de Oostafrikaanse meren zijn ooit cichliden gevonden die opvallend veel ogen in hun maag hadden. Maar de overige voedselspecialisten komen stuk voor stuk voor in het Victoriameer. Het systeem doet in ingewikkeldheid niet onder voor de spectaculaire terrestrische ecosystemen in Afrika, zoals dat van de Serengeti of de Ngorongorokrater. Het zou des te intrigerender zijn wanneer deze honderden voedselspecialisten alle afstamden van een enkele rivierbewonende vooroudersoort, die op een dag zijn weg vond naar het meer. Alleen als dat het geval is voldoen de furu aan de definitie van een soortenzwerm. Maar is daar nog achter te komen? Sinds kort wel. Door het DNA van furusoorten uit het Victoriameer onderling te vergelijken en bovendien met DNA van cichliden uit andere meren, kan worden vastgesteld hoe sterk de overeenkomsten




*Viseters, slakkeneters, insekteneters, algeneters, zoöplanktoneters, modderhappers en andere trofische groepen in de soortenzwerm van het Victoriameer*.

zijn. Hebben we te doen met een soortenzwerm? Pas als dat bekend is, heeft het zin een stamboom op te stellen, kapstok voor het schrijven van de afstammingsgeschiedenis van de zwerm. Hoe die waaier van vormen is ontstaan, welke evolutionaire principes erachter zitten, ook dat is van later zorg.

## Eindnoten:

10 (1977). *Het epos van Heraklios*. Meulenhoff, Amsterdam (vertaling J. Knappert).
11 F. Witte (1981). Initial results of the ecological survey of the haplochromine cichlid fishes from the Mwanza Gulf of Lake Victoria (Tanzania): breeding patterns, trophic and species distribution, with recommendations for commercial trawl-fisheries. *Neth. J. Zool*. 31:175-202.
12 T.R. Malthus (1798). *An Essay on the Principle of Population as it Affects the Future Improvement of Society*. John Murray, Londen.
13 P.H. Greenwood (1974). The Cichlid Fishes of Lake Victoria, East Africa: the Biology and Evolution of a Species Flock. *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Zool.)* Supp. 6:1-134.
14 P. Valéry (1987). *Wat af is, is niet gemaakt*. De Bezige Bij, Amsterdam.
15 E.O. Wilson (1988). *Biodiversity*. National Academy Press, Washington, D.C.
16 C.D.N. Barel, M.J.P. van Oijen, F. Witte, E.L.M. Witte-Maas (1977). An introduction to the taxonomy and morphology of the haplochromine Cichlidae from Lake Victoria. *Neth. J. Zool*. 27:333-389.
17 C.D.N. Barel (1985). *A Matter of Space. Constructional Morphology of Cichlid Fishes*. Thesis, Rijksuniversiteit Leiden.
1 P.H. Greenwood (1981). *The Haplochromine Fishes of the East African Lakes*. Kraus Int., München.
18 R.J.C. Hoogerhoud (1984). A taxonomic reconsideration of the haplochromine genera *Gaurochromis* Greenwood, 1980 and *Labrochromis* Regan, 1920 (Pisces, Cichlidae). *Neth. J. Zool*. 34:539-565.

19 M.J.P. van Oijen (1991). A revision of the piscivorous haplochromine cichlids of Lake Victoria, Part 1. *Zool. Verh. Leiden*, 261:1-95.
20 F. Witte, M.J.P. van Oijen (1990). Taxonomy, ecology and fishery of Lake Victoria haplochromine trophic groups. *Zool. Verh. Leiden*, 262:1-47.
21 K. Yamaoka (1991). Feeding relationships. In: M.H.A. Keenleyside (ed.): *Cichlid Fishes, Behaviour, Ecology and Evolution*. Chapman and Hall, Londen, p. 151-172.
8 G. Fryer, T.D. Iles (1972). *The Cichlid Fishes of the Great Lakes of Africa: Their Biology and Evolution*. Oliver and Boyd, Edinburgh.
22 W. Wilhelm (1980). The disputed feeding behaviour of a paedophagous haplochromine cichlid (Pisces) observed and discussed. *Behaviour* 74:310-323.
23 E.L.M. Witte-Maas (1981). Egg snatching: an observation on the feeding behaviour of *Haplochromis barbarae* Greenwood, 1967 (Pisces, Cichlidae). *Neth. J. Zool*. 31:786-789.
24 F. Witte, E.L.M. Witte-Maas (1981). Haplochromine cleaner fishes: a taxonomic and eco-morphological description of two new species. Revision of the haplochromine species (Teleostei, Cichlidae) from Lake Victoria. *Neth. J. Zool*. 31:203-231.

## 3 Maji moto: de voorouders van furu

De zon staat al hoog als ik bij het vliegveld aankom en de auto parkeer. Er staan mensen te wachten voor de ingang van de hal. Ik spreek een kruier aan om te vragen hoe laat het is. De klok in de hal van het vliegveld staat stil en een horloge heb ik al maanden niet meer. Ik ruilde het met Elimo, op zijn verzoek, tegen een haan en een *sonzo*, een traditionele Sukumamand. Deze waterdichte manden werden door vrouwen gevlochten en op feesten gebruikt als pul om *pombe*, het naar zurig braaksel smakende gerstebier, naar binnen te gieten. In de manden zijn met mangaan gekleurde grasstengels gevlochten in geometrische patronen die een symbolische betekenis hebben. Die is niet altijd meer te achterhalen, want de komst van de *mazabethi*, naar koningin Elizabeth vernoemde aluminium bakjes die tijdens de Britse overheersing massaal werden ingevoerd, betekende het einde van de *masonzo*-cultuur. In een dorpje sprak ik met een bejaarde vrouw die daarover na ruim dertig jaar nog altijd woedend was. Zij vertelde dat het uit driehoeken opgebouwde symbool in de mand die ik met Elimo ruilde, '*kitenge*, omslagdoek' betekent.

'Mijn man steekt zijn eerste vrouw goed in de kleren, maar ik, een van zijn jongere vrouwen, loop in een omslagdoek die tot op de draad versleten is.'

Een Sukumavrouw mocht niet klagen in woorden, maar kon in deze symbooltaal haar hart luchten.

'De komst van de mazabethi heeft ons plezier bedorven,' vertelde het oude vrouwtje. '*Sisi wanawake*, wij vrouwen, vlochten de manden terwijl we bij elkaar zaten te praten. Ik zie niet wat daar mis mee was. Elke vrouw deed haar best de mooiste mand te ma-

ken. Door de mazabethi is dat allemaal afgelopen.'

Ik ben nog altijd op zoek naar manden met symbolen die op vissen betrekking hebben, maar heb niets kunnen vinden. Onder de ruim honderd manden die ik tot dusver zag, zijn zelfs maar weinig symbolen die met het meer te maken hebben. 'De hoek van het meer' is er een, 'drijvend papyruseiland' een ander. Maar wie de Sukuma alleen zou kennen van de symbolen op de manden, krijgt de indruk dat hun wereld ophield aan de oever van het meer. Het meer, de grens van de wereld, drinkplaats voor het vee. Een volk van landbouwers en veetelers. Geen vissers.

In Nyegezi ging het gerucht dat er vandaag een vliegtuig zou arriveren. Zo'n gerucht zegt niet veel, maar ik verwacht al enkele dagen de moleculair bioloog S., die speciaal uit Amerika komt om DNA van furu te halen en doe mijn best er te zijn als hij aankomt. Hij wil proberen te achterhalen of de vele honderden soorten furu binnen het Victoriabassin werkelijk ontstonden uit een énkele vooroudersoort, die ooit, maar minder dan een miljoen jaar geleden, zijn weg vond naar het maagdelijke meer. Is het een soortenzwerm die door explosieve soortvorming in korte tijd is ontstaan? Een monofyletische groep? Of behoorden de Adams en Eva's van furu uit dit meer tot verschillende soorten? Een polyfyletische groep, zoals de cichliden in het Tanganyikameer.[25]

Misschien zullen de moleculair biologen er op den duur in slagen een stamboom op te stellen van furu, die gebaseerd is op moleculaire kenmerken. Valt die samen met een stamboom die op vormkenmerken is gebaseerd, dan zou het vertrouwen in het werkelijkheidsgehalte ervan aanzienlijk toenemen. Een geijkte stamboom. Nu zegt een stamboom soms meer over de kenmerken die de maker ervan belangrijk vond, dan over de evolutie van de diergroep waar de stamboom op slaat.

Uit de brieven van S. kreeg ik de indruk dat het DNA van furu een onweerstaanbare aantrekkingskracht op hem uitoefent. Dat zou kunnen inspireren. We hebben beiden het gevoel dat Greenwood gelijk had toen hij schreef: 'The cichlid species flocks are microcosms repeating on a small and appreciable scale the patterns and mechanisms of vertebrate evolution.'[13] Dat schept een band. Alleen moet het nu niet lang meer duren. Ik ben het wachten zat. Kom op, land dan. Ik plof neer op een stoel in de hal met

uitzicht op drie kolossale Arabische vrouwen die dicht tegen elkaar aan geperst zitten op een bankje. Er is geen Europeaan te zien, alleen Tanzanianen, Arabieren en Indiërs.

Een atletisch gebouwd meisje op gymschoenen kondigt aan dat het nog enige uren kan duren voordat het vliegtuig zal arriveren. Naast haar zoeft een grote *fan*. Ze komt handen te kort om haar rokje van flinterdunne stof naar beneden te houden en staat erbij als Marilyn Monroe op dat rooster. Ze verkondigt dat de route van het vliegtuig op het laatste moment gewijzigd is. Hoe is het toch mogelijk dat alle zwervers hiervan op de hoogte zijn, behalve ik. Informeren ze soms telefonisch naar aankomsttijden? Ik heb geen telefoon.

In de kleine wachthal koop ik een blik mangosap, ga zitten op een houten bank en bereid me voor op de komst van onze gast. Ik haal een artikel te voorschijn van Melanie Stiassny, conservator bij het American Museum of Natural History te New York. De laatste keer dat ik haar bezocht was Stiassny bezig de gekneusde schouder te herstellen van een haring die zijn laatste bestemming had gevonden in een assemblage van Joseph Beuys. 'Mmm, haring,' zeg ik landerig tegen de drie Arabische vrouwen. Als een driekoppig monster wenden ze in een vloeiende beweging hun hoofden van me af.

Maar laat ik me liever concentreren op het artikel van Stiassny over de afstammingsgeschiedenis van de familie Cichlidae. Ze meldt: de familie heeft een wijde verspreiding. De dieren komen voor in rivieren en meren van Zuid- en Centraal-Amerika, Afrika en Madagaskar. De cichliden zijn in hun verspreiding voornamelijk tot zoet water beperkt, maar een enkel geslacht komt voor in de brakke kustwateren van Zuid-India en Sri Lanka.[26] Stiassny kwam op grond van vergelijkend anatomisch onderzoek tot de conclusie dat de familie Cichlidae een natuurlijke groep is, dat wil zeggen ontstaan uit een gemeenschappelijke voorouder.[27]

Ook Stiassny houdt zich bezig met het opstellen van stambomen die gebaseerd zijn op anatomische kenmerken. Het streven is een natuurlijke stamboom op te stellen. Een natuurlijke stamboom geeft informatie over de chronologie van soortvormingsgebeurtenissen binnen een diergroep, over de achtergronden van radiatie en differentiatie in verschillende ecologische nissen. Een

belangrijk punt is of, binnen bepaalde leefgebieden in een zelfde meer, bijvoorbeeld binnen een gebied met een zandbodem, miniradiaties van verschillende voedselspecialisten ontstonden. Evolueerden trofische typen, zoals fytoplanktoneters, zoöplanktoneters, slakkenkrakers, viseters in de verschillende habitats telkens opnieuw? Of zijn de nauwste verwanten van soorten die tot een bepaald trofisch type behoren altijd andere soorten van hetzelfde trofische type?

Zonder precieze kennis van de afstammingsgeschiedenis van al die soorten in een zelfde meer is het niet mogelijk uit te maken welke overeenkomsten tussen de visjes toegeschreven moeten worden aan een gemeenschappelijke oorsprong en welke het gevolg zijn van convergente evolutie ten gevolge van blootstelling aan identieke omgevingsinvloeden. Een klassiek voorbeeld van convergente evolutie is dat van de walvissen en vissen, die ondanks hun vergaande uiterlijke overeenkomst in het geheel niet aan elkaar verwant zijn. Maar ook bij de furu van het Victoriameer zou convergente evolutie belangrijk kunnen zijn. Vaststaat dat cichliden uit verschillende Oostafrikaanse meren een convergente evolutie doormaakten: in elk van de drie grote meren, het Tanganyikameer, het Malawimeer en het Victoriameer, komt een groep algengrazende soorten voor. Uiterlijk lijken deze soorten sterk op elkaar. Ze zijn hoog van lichaam, hebben brede koppen met sterk gekromde profielen en een schraapapparaat gelijk een rasp. Genetici hebben eiwitten die werden geïsoleerd uit het weefsel van deze cichliden vergeleken door middel van gel-elektroforese, een techniek om eiwitten te scheiden op basis van de grootte van het molecule.[28] Vergelijkingen tussen soorten van het Malawimeer leverden uiterst kleine genetische verschillen op. Hetzelfde gold voor de furu van het Victoriameer. De soorten die behoorden tot een zelfde zwerm, vertoonden nauwelijks diagnostische genen. Ze konden alleen van elkaar worden onderscheiden op grond van de frequenties waarmee bepaalde genen voorkomen, een sterke aanwijzing voor de recente oorsprong van deze zwermen. Maar er bestaan aanzienlijke genetische verschillen tússen de algenschrapende soorten in het Malawi- en Tanganyikameer. De gespecialiseerde lichaamsbouw, schedelvorm en tanden zijn in elk van deze meren afzonderlijk ontstaan. Het zijn voorbeelden van conver-

gente evolutie. Ook later onderzoek zou bevestigen dat de soortenzwermen in de drie grote meren onafhankelijk van elkaar ontstonden.[29] Maar de voltooiing van natuurlijke stambomen is nog ver weg.

Helaas is deze dag te warm voor de gedegen, maar uiterst detaillistische studiën van Stiassny. Het artikel glijdt steeds verder van mijn schoot, terwijl ik indut bij het slaapverwekkende gezoem van de fan.

Opnieuw een aankondiging van het atletische meisje: technische storing aan het vliegtuig, dat voorlopig nog aan de grond staat in Dar-es-Salaam. Ik sta op, vloek in stilte, knik in de richting van de drie Arabische vrouwen en verlaat de hal van het vliegveld. Bij de landrover staan Afrikanen te wachten in de hoop dat ze mee terug kunnen rijden naar de stad. Er gaat deze dagen geen openbaar vervoer. Met een landrover vol lifters rijd ik terug naar Mwanza.

De stad sluimert. Het is middagpauze. De winkels zijn gesloten, de etalageruiten worden bedekt door houten luiken. Deuren en luiken zijn beschermd door traliewerk dat met zware hangsloten is vergrendeld. IJzer voor hout voor glas. De winkeliers koesteren hun koopwaar als een schat.

Langzaam rijd ik door de hoofdstraat en probeer te bedenken hoe ik de dag zo zinnig mogelijk besteden kan. Ik heb drijvers voor kieuwnetten nodig, maar die kan ik nu niet gaan kopen. Pas als het negende uur van de dag is verstreken zullen de winkels weer opengaan. Voor de Tanzanianen begint de dag om zes uur 's morgens. Dan gaat het eerste uur in. Twaalf uur later eindigt de dag en begint het eerste uur van de avond. Een neveneffect van deze uurtelling is dat Tanzanianen en westerse toeristen elkaar mislopen met mathematische precisie. Toeristen verschijnen op afspraken gewoonlijk zes uur te vroeg. Na enkele weken uit fase te hebben gelopen met de bewoners van dit land, keren ze teleurgesteld naar huis terug in de veronderstelling dat het zinloos is een afspraak te maken met een Tanzaniaan.

Overigens is het waar dat onze hang naar stiptheid de meeste Tanzanianen overdreven voorkomt. Velen maken liever geen afspraken, maar komen aanwaaien zoals het uitkomt. Ontmoetingen vinden heus plaats wanneer het tijdstip daar is. Onontkoom-

baar zelfs. Het is beter je daar niet mee te bemoeien. Hoe vreemd onze stiptheidseisen sommige Tanzanianen voorkomen, bleek pas weer toen ik een brief ontving van een bevriende Tanzaniaan. De brief begon als volgt: ‘Hedenmorgen om tien over vier precies trof ik in ons postvak jouw brief...’

De Tanzaniaanse tijdrekening verkleint niet alleen de ontmoetingskans van Tanzanianen en toeristen, maar zaait ook verwarring tussen westerlingen onderling. Vlak voor het afgesproken tijdstip dient zich de twijfel aan. Zou de ander zich al bevrijd hebben uit het keurslijf van de westerse uurtelling? Is het een wit- of een zwartdenker? Werd het tijdstip afgesproken in het Swahili of in een westerse taal? Ik overweeg of het misschien hieraan zou kunnen liggen dat de Amerikaanse moleculair bioloog nergens te vinden is.

De afgelopen dagen reed ik al viermaal tevergeefs van het instituut te Nyegezi via de stad naar het vliegveld en weer terug, interend op kostbare brandstof die ik zou gebruiken voor het onderzoeksbootje. Terugkeren naar het instituut ten koste van enkele liters benzine, om dan in de namiddag voor de vijfde keer naar het vliegveld te rijden leek zinloos. Ik dacht aan de vele uren in de wachtkamer van het overheidskantoor waar brandstof verdeeld wordt. Hoe ik tegenover een vriendelijke ambtenaar verantwoording had moeten afleggen over het toekomstig lot van de benzine. Hoeveel benzine wilde ik gaan verbranden en met welk oogmerk? De opluchting die ik had gevoeld toen hij mijn voornemens ‘benzinewaardig’ achtte, en een *kibali*, een bon, uitschreef, die goed was voor enkele tientallen liters brandstof.

Zwaaiend met de bon was ik de trappen van het overheidskantoor afgesprongen en regelrecht naar het toegewezen pompstation gereden. Daar volgde een eindeloos wachten in een lange rij. De benzine, schilferig als droesem, moest worden weggezogen van de bodem van de tank onder het station en kwam sputterend boven. Dat nam tijd. Wachtenden maakten een praatje of dommelden achter het stuur in slaap, telkens wakker schrikkend als de rij enkele meters naar voren schoof. Een man met een jerrycan probeerde de rij wachtenden voorbij te sluipen. Op dertig meter van de pomp gekomen versnelde hij zijn pas, rende op de pompbediende af en viel smekend om brandstof op zijn knieën. De pomp-

bediende, een ranke Niloot, trok het tankpistool uit de tank die hij bezig was te vullen. Langzaam bewoog hij het tankpistool in de richting van de jerrycan. Wachtenden die dit zagen stoven verontwaardigd op het tweetal af. Ze grepen de man met de jerrycan vast, scholden hem uit en duwden hem weg van de pomp. De pompbediende stond er radeloos bij en keek angstig om zich heen.

'This man does not know how to handle the case,' zei een Tanzaniaan die voor me in de rij stond op haast verontschuldigende toon en hij vervolgde: 'Wij zijn schaarste gewend, maar voor jullie, expatriates, is het erg.'

'Ach, het is de charme van het land,' antwoordde ik, en: 'Bovendien kunnen we altijd weggaan zodra we er genoeg van krijgen.'

Kijkend naar het opstootje bij de pomp prevelde ik bezwerende formules om te voorkomen dat de benzine op zou zijn voor het mijn beurt was, de elektriciteit zou uitvallen, de pomp zou gaan sluiten voor ik bediend was en ik een van de talrijke kankerende zwervers in Mwanza zou worden.

## We need business, brother

Ik wacht in de stad op de komst van een volgend vliegtuig en parkeer de landrover voor het New Mwanza Hotel. Uit mijn tas haal ik een aantekenboekje te voorschijn en begin te schrijven: 'S. weer niet komen opdagen. Kom tot niets. Voor wie of wat ben ik hier eigenlijk? Voor de Tanzanianen, voor de Leidse biologen, voor het opvangen van gasten? Ben ik op de evenaar gaan wonen om twee dagen per week in de rij te staan voor benzine? Om een dag per week te besteden aan het zoeken van eten, zodat ik energie zal blijven hebben om in de rij te gaan staan voor benzine? Iedereen wanhoopt hier. Zelfs de mollen gaan gebukt onder het asfalt van de landingsbaan, die oogt alsof iemand op verschillende plaatsen tevergeefs probeerde zijn hoofd erdoor te steken. Onder water veel bijzonders, daar twijfel ik niet aan, maar wanneer zal ik er eindelijk bij kunnen? Schrijf, zolang er geen benzine is, in godsnaam maar iets over Mwanza. Stop nu. Op het terras van het New Mwanza Hotel zitten twee *officers*. Ze hebben me in de gaten.' Ik berg mijn boekje weer weg en loer naar het terras van het hotel waar de ambtenaren zich laten vollopen: twee kogelronde mannen

met norse slakkenkrakerskoppen. Ze zijn in gezelschap van twee ontluikende, aantrekkelijke mama's, iets mollig al, klaar om de komende jaren te gaan uitdijen. Hun gezichten maken de indruk overdadig te zijn opgemaakt, maar dat is mogelijk schijn want ik ben niets meer gewend. Vrouwen zijn hier zelden opgemaakt, zodat er maar een vleugje make-up nodig is om de zinnen, althans de mijne, te prikkelen. Beide vrouwen dragen wereldse jurken, niet de bedrukte omslagdoeken die volksvrouwen gewoonlijk om hebben. Ze neuzen nerveus in hun handtasjes, onafscheidelijke accessoires van de plaatselijke hoeren. Ach, jij durft toch niets, mopper ik tegen mezelf. Ja, een boekje kopen bij de evangelische boekhandel, *The Prostitute in the African Literature*.

Een tanige ober in zwarte broek en wit overhemd staat bij de toegang naar het terras. Hij kijkt met overgave verveeld langs het gezelschap, tot een van de mannen opstaat en hem passeert bij het verlaten van het terras. Elegant als een toreador die de naderende stier op het laatste moment ontwijkt, stapt hij met zijn linkerbeen naar achteren. Razendsnel trekt hij zijn rechterbeen bij, intussen een afhangend dienblad voor zijn borst langs recht omhoog trekkend. De man passeert hem, maar slaat in het voorbijgaan geen acht op hem.

Ik stap uit de auto. Terwijl ik het portier afsluit, stapt de kolos uit de ingang van het hotel. Hij draagt een kakikleurig kostuum, de Tanzaniaanse variant van het Mao-pak. Onder het pak is zijn mollige lichtbruine vel zichtbaar. Om zijn hals draagt hij een leren veter waaraan een schijfvormig wit amulet is vastgemaakt, en aan zijn linkerpols schittert een gouden horloge. Als hij de stoep afstapt, dreigt hij zijn evenwicht te verliezen. Snel doe ik enkele stappen in zijn richting, maar hij maakt een afwerend gebaar en zegt: ‘I am on my own.’ Licht zwaaiend verplaatst hij zich in de richting van de landrover, wijzend naar de tekst die daarop geschreven staat. Vlak bij de auto gekomen doet hij meerdere pogingen de woorden uit te spreken, maar vooral de ch-klank in het eerste woord ‘Haplochromis’ blijkt onoverkomelijk. Als de man binnen handbereik is, krijg ik een sterk ‘reeds geroken.’ Hij verspreidt een loodzware ranzige damp, die telkens als hij iets zegt, wordt verluchtigd met de zoete geur van *conyagi*, een straf distillaat. Terwijl hij naast zijn hoofd met een servet van het hotel wap-

pert, informeert hij met stuurse blik: ‘Brother, what is this Haplo...?’ Voor ik ben uitgesproken, vervolgt hij: ‘We need trawlers, not this Haplo... We want commercial fisheries on Lake Victoria. Remember that you are in the third world now. We need business, brother. I want to see you in my office.’ Met een ruk draait hij zich om en mompelt: ‘But not today. I need another hot tea... Thank you so much for this conversation,’ om vervolgens terug te waggelen naar zijn gezelschap, dat al die tijd de ogen strak op ons gericht heeft gehouden.

Wat hebben de Tanzanianen eraan dat ik hier ben? Ik maak hun laatste benzine op om een gast te zoeken. Maar laat ik mezelf liever moed inspreken: zolang een blikje Portugese sardines hier nog beter beschermd wordt dan de zeldzaamste dieren in het meer, kan het misschien geen kwaad dat ik hier ben. Wie weet doe ik iets voor de bescherming van dieren waarin niemand geïnteresseerd is. Bovendien is de kans groot dat het project zal worden uitgebreid met een praktische afdeling, die zich zal bezighouden met onderzoek tot onmiddellijk nut van het Tanzaniaanse volk. Er is al iemand overgevlogen uit het land van Lorentz en Leeghwater. Melle, praktisch ingesteld, van zessen klaar en tot alles in staat, als het maar nut heeft. Misschien krijgt hij zelfs een zeewaardig schip tot zijn beschikking, dat in Nederland wordt gebouwd.

Maar waarom gaan we niet naar huis als de verantwoordelijke Tanzanianen toch niets in ons werk zien? Ik heb soms de indruk dat ze denken: kijk, daar hebben we weer een stel Nederlanders. Als je ze even niet in de gaten houdt, gaan ze ‘iets goeds’ doen en voor je het weet verlangen ze per omgaande een verklaring in zesvoud dat we daar al jaren op zitten te wachten.

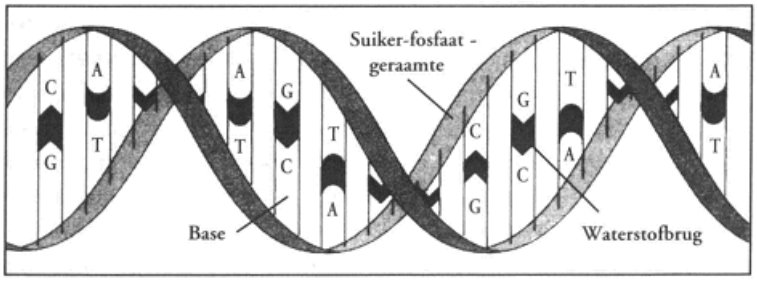
In het voorbijgaan werp ik een blik in een kapperszaak die juist gaat sluiten. Een vrouw met vlechten als pijpestelen die alle kanten opstaan, kijkt alvorens ze de winkel verlaat, nog eenmaal over haar schouder in de spiegel. Als ze weer op straat staat en met haar handen voorzichtig voelt waar haar kapsel eindigt en de buitenwereld begint, sluit de eigenaar zijn zaak en wordt een keur aan hoofden zichtbaar die op de lichtblauwe luiken geschilderd zijn. Ze geven een indruk van het aanbod aan kapsels waaruit gekozen kan worden, zoals ‘James Brown’, ‘Disco’ of ‘Nairobi’. Al die lachende hoofden met hun barokke kapsels, zwevend in het hemels

blauw, lijken me bemoedigend toe te spreken: '*Hamna wasi wasi*, maak je toch niet te sappel, zwerver. Vangen jullie die visjes maar. Over een paar jaar keren jullie huiswaarts en dan hebben we een boot die nog jaren meekan.'

Was S. maar vast hier. Hoe zou hij eruitzien? Meestal zijn de moleculair biologen gemakkelijk te herkennen: weldoorvoed en altijd in de weer met een tonnetje dat is gevuld met vloeibare stikstof. Het tonnetje wordt gekoesterd als een bambino. Vreemden mogen niet in de buurt van het tonnetje komen. Wie ondanks de waarschuwingen in een onbewaakt ogenblik toch voelt wat erin zit, verbrandt zijn vingers. In de vloeibare stikstof blijft dierlijk weefsel voor DNA-onderzoek enkele maanden goed. Ons vragen de moleculair biologen welke soorten ze het beste kunnen kiezen voor het bepalen van een stamboom, want zelf weten ze niet hoe de dieren waaraan ze werken eruitzien. Vreemd vind ik dat telkens weer. Zij daarentegen vinden het vreemd dat ik er geen flauw idee van heb hoe de genen eruitzien. Het gaat toch om de inhoud, niet om het omhulsel. Na overleg volgt hun bestelling: acht purpervlek, zeven papegaaiebek, tien drietand, negen vuurkop... Is hun tonnetje vol, dan stappen ze weer op. Terug in het Westen proberen ze in een modern uitgerust laboratorium te bepalen hoe de verwantschapsrelaties zijn van de soorten waarvan ze DNA hebben meegenomen.

Ik ga op een steen zitten bij een stel jongens. Ze maken kleine olielampen uit oude blikjes. Gehamer, geklop, radiomuziek. Om meer te kunnen beleven aan het bezoek van S. repeteer ik hoe het ook weer zit. De ruimtelijke structuur van DNA, het touwladdermodel van Watson en Crick.

> Elke lichaamscel van meercellige organismen heeft een kern. In de kern ligt een dubbele set chromosomen. De chromosomen bestaan uit het DNA, waarin de erfelijke informatie verankerd ligt. De driedimensionale structuur van het DNA kan worden voorgesteld als een touwladder, die bestaat uit twee even lange stukken dik touw die op regelmatige afstand zijn verbonden door sporten. Draai de touwladder om een denkbeeldige as. Regelmatig en niet te strak, zodat er een dubbelspiraal ontstaat. Dit model van Watson en Crick geeft een goede benadering van de ruimtelijke configuratie van het DNA.




*Schematische voorstelling van de bouw van DNA.*
*A = adenine, T = thymine, C = cytosine, G = guanine*

Elk van beide gespiraliseerde DNA-strengen is opgebouwd uit achter elkaar liggende basen, de nucleotiden. Er komen in het DNA van de celkern vier basen voor: adenine (A), cytosine (C), guanine (G) en thymine (T). Tegenover adenine in de ene streng ligt steeds thymine in de andere, en analoog ligt tegenover cytosine in de ene streng steeds guanine in de andere. Is bekend dat op een bepaalde plaats in de ene streng de base adenine ligt, dan ligt tegenover deze plaats in de complementaire streng de base thymine. In het touwladdermodel symboliseert een sport van de ladder twee complementaire basen, die verbonden zijn door een waterstofbrug, terwijl een touw staat voor een enkele streng, die bestaat uit een reeks van fosforgroepen en suikermoleculen.
De genetische informatie die ligt opgeslagen in de celkern is, wanneer alle celdelingen foutloos verlopen, voor alle lichaamscellen gelijk. Wanneer een lichaamscel zich gaat delen, laten de twee complementaire strengen DNA los. Nog voor de celdeling een feit is, worden de betrekkelijk labiele waterstofbruggen tussen twee complementaire basen verbroken en valt de dubbele spiraal uiteen in twee enkele strengen. Deze beide enkele strengen worden aangevuld met een complementaire streng, volgens het principe van de basenparing. Uiteindelijk komt in elk van beide dochtercellen een nieuw gevormde dubbele spiraal terecht, zodat elk van beide dochtercellen DNA bevat met precies dezelfde basenvolgorde als in de oudercel. Het DNA codeert voor eiwitten die uit aminozuren zijn opgebouwd. Afhankelijk van de aminozuursamenstelling krijgen de ingewikkelde eiwitten hun kenmerkende vorm en eigenschappen.
Drie opeenvolgende basen, een triplet, geven aan welk aminozuur van de in totaal twintig aminozuren die er bestaan, wordt gebruikt. Sommige tripletten coderen voor hetzelfde aminozuur. Dit proces, waarbij aminozuren aan elkaar geschakeld worden, zou eindeloos doorgaan wanneer in de code niet zou worden aangegeven op welk moment een bepaald eiwit klaar is. Een drietal tripletten codeert niet voor de synthese van een aminozuur, maar geeft aan wanneer een eiwit klaar is.
De vorming van aminozuren en hun aaneenschakeling tot eiwit vindt niet in de celkern

> plaats, maar in het omringende celplasma. In de celkern ligt het scenario voor de eiwitsynthese, maar de verwerkelijking ervan vindt in het plasma plaats. De informatie, die in de volgorde van de nucleotiden van het DNA van de celkern besloten ligt, wordt vertaald tot boodschapper-RNA volgens het principe van complementaire basenparing, en vervoerd naar het celplasma. In het celplasma liggen de ribosomen, kleine celorganellen, die bestaan uit RNA en eiwitten. Ze spelen een sleutelrol bij de eiwitsynthese. Zodra de ribosomen vat krijgen op het boodschapper-RNA, beginnen ze aminozuren volgens voorschrift te assembleren tot eiwit. Een speciale vorm van RNA, het transport-RNA, sleept door de code aangewezen aminozuren voor de eiwitsynthese aan. Sommige eiwitten worden opgenomen in celstructuren. Andere eiwitten, de enzymen, zwengelen een groot aantal stofwisselingsreacties aan.
> De genetische code is bij vrijwel alle levende organismen gelijk. Een bepaalde volgorde van drie nucleotiden zal onafhankelijk van de soort steeds in hetzelfde aminozuur worden vertaald.*

Ach, laat hem maar komen, die genenfrik met zijn tonnetje. Ik loop verder. Aan de voet van een dikke boom worden uit oude autobanden onverslijtbare sandalen gesneden. Ik trek mijn schoenen uit, pas enkele sandalen en schaf een paar aan. Enkele mannen kijken geamuseerd naar mijn witte voeten alsof het twee exotische dieren zijn. Gaan de dieren nog iets met elkaar doen of blijven ze daar maar staan? Ah, ze lopen verder. De verscheidenheid aan koopwaar is beperkt: staven zeep, aluminium schalen en bekers. Papaja's, mango's en limoenen. Brood, thee en *mandazi*, poffertjes van rijstmeel. Ook ligt er een stapeltje van de *Daily News*, de gecensureerde krant van de enige toegestane partij: de Chama cha Mapinduzi, de Partij van de Revolutie. Als het papier op is, komt de krant weleens een week niet uit, maar als het even kan verschijnt ze.

Een traditionele genezer wenkt me en wijst ernstig op een bord waarop de ziekten die hij behandelt zijn aangegeven: hoofdpijnen, mazelen, malaria, tuberculose en vele andere. Ik ken lang niet alle Swahilinamen. Wel herken ik een indrukwekkend aantal geslachtsziekten. Het is vreemd te bedenken dat seksuele voortplanting ontstaan zou kunnen zijn om aan ziekten het hoofd te bieden. Misschien is dat zelfs het enige bestaansrecht van het mannelijke

* Zie *De DNA-makers. Architecten van het leven*. H. Schellekens (ed). Natuur & Techniek, Maastricht, 1993.

geslacht. Seks levert nieuwe genetische varianten op, het genenmateriaal van de ouders wordt geschud. Onder die varianten bevinden zich af en toe exemplaren die bestand zijn tegen ziekteverwekkers. Dieren die zich aseksueel voortplanten genereren veel minder nieuwe genetische variatie en lopen dus een grotere kans weggevaagd te worden. Maar toen seks eenmaal ontstaan was werd het zelf een onuitputtelijke bron van ziekten.

Ik graai in de waar die op tafel ligt uitgestald. Er liggen allerlei houtjes, zakjes met poeder en potjes met zalven. In een houten bak liggen slakkehuizen, stukken huid van civetkatten, pennen van stekelvarkens en armbanden van koper, die een beschermende werking zouden hebben. Er is ook een *lupingu* bij, een driehoekig stuk schelp, geslepen uit het slakkehuis van een zeeslak. Aan het begin van deze eeuw, tijdens de Duitse overheersing, vertegenwoordigde een lupingu een flinke waarde: vier lupingu konden worden omgeruild tegen een geit, werd me eens verteld door een stokoude Tanzaniaan. Voor de Sukuma, die duizenden kilometers van zee wonen, was er moeilijk aan te komen. Huwbare meisjes liepen bij feestelijke gelegenheden met een zo groot mogelijk aantal lupingu om de hals. Dat gaf geïnteresseerden een indruk over de omvang van de bruidsschat die moest worden meegebracht om de ouders bereid te vinden hun dochter vrij te geven. In de Engelse tijd, toen lupingu in grote hoeveelheden werden aangevoerd, kelderde hun waarde snel. ‘Het is wat, vadertje,’ zegt de genezer. Ik beaam het knikkend en zeg hem vaarwel.

Een hartverscheurend geloei maakt een abrupt einde aan mijn gemijmer. Het geluid is afkomstig uit een grote luidspreker die staat opgesteld in de spierwitte minaret van een moskee. Een groep suffende kraaien op de muur van de moskee gaat er in paniekvlucht vandoor. Ook twee reigers in een boom tegenover de moskee maken aanstalten te vluchten. Ze strekken hun poten en klapperen met hun vleugels, maar gaan weer zitten. Intussen zwelt het geluid aan alsof de zanger ontmand wordt en gaat dan over in een denderend gejammer dat door merg en been gaat. Is de genetische code ontrafeld? Hartelijk gelukgewenst met uw nieuw verworven kennis, verdoolde pluizers. Maar denk niet dat de ontrafeling van mechanismen ook maar iets afdoet aan het Grote Mysterie van het Bestaan. Begrijp ik het goed, of distilleer ik een

verkeerde boodschap uit het kermende gezang? Het wordt doodstil. Bij de toegangspoort naar de moskee is alleen een bedelaar achtergebleven. Zijn gezwollen benen zitten vol schurftige wonden. Hij neuriet zachtjes en begeleidt zichzelf door twee munten ritmisch tegen elkaar te tikken. Een broodmagere kat legt een grillig traject af over de witbetegelde patio van de moskee, die vol staat met schoenen en sandalen. Ze gaat van geur tot geur.

Ik loop terug langs de markt in de richting van het meer. Patel, Al Salim, Abdel Hussein. De namen op de puien van de winkels klinken Aziatisch of Arabisch, niet Afrikaans. Zal ik bij het postkantoor langsgaan om te kijken of er bericht is van S.? Als het niet nodig is, kijk ik liever niet of er post is. De aanblik van het lege postvak is onverdraaglijk geworden.

Geen liefdesbrief, geen brieven van vrienden, geen bericht van de moleculair bioloog. Wel een bruine envelop uit Leiden. Bericht van de beheerseenheid biologie. De koffiepauzes vangen voortaan twintig minuten later aan. Gelieve hier rekening mee te houden in verband met het overbelaste rooster van het kantinepersoneel. Einde bericht. Dan maar zegels kopen.

'*Hamna*, die zijn op,' zegt een meisje achter het loket.

'Geen postzegels?'

'*Hamna*,' herhaalt ze, en laat in het zegelboek enkele lege bladzijden zien.

Er zijn nog postzegels met de laagste waarden, maar daarvan zouden er zoveel op een brief naar Europa moeten, dat het meisje in één keer door haar hele voorraad heen zou zijn. Ik denk aan de brieven die ik eerder had verstuurd. Eerst waren de enveloppen steeds voller met postzegels geraakt naarmate de zegels met hoge waarden schaarser werden, en toen er alleen nog zegels met de laagste waarden verkrijgbaar waren, had ik vleugels aan de brieven gemonteerd om het vereiste oppervlak te creëren. Korte brieven met enkele, en lange brieven met dubbele vleugels. Ik kreeg er plezier in en schreef de ene brief na de andere, alleen om weer een dubbeldekkertje de lucht in te kunnen sturen.

'Kan ik dan mijn brieven inleveren, porto betalen en ze zonder zegels versturen?' vraag ik het meisje.

'Dat is onmogelijk,' zegt ze, terwijl ze nurks langs me heen kijkt, 'Op een brief hoort een postzegel. It is simple.'

Ik knik instemmend en wil vertrekken, maar dan steekt ze haar hand door het loket, wenkt naar me en zegt: ‘Zwerver, zwerver, je kunt naar Shinyanga gaan. Mijn zuster vertelde dat ze daar nog zegels hebben tot de hoogste waarden aan toe.’

‘Maar dat is een dag met de bus,’ zeg ik.

‘So what,’ antwoordt het meisje lachend. Ik bedank haar voor het advies en vertrek.

Bij het kantoor van de nationale luchtvaartmaatschappij krijg ik te horen dat de technische storing aan het vliegtuig nog altijd niet is verholpen. Het is de enige machine die voor binnenlandse vluchten beschikbaar is. *Nimeshindwa*, ik ben verslagen, mompel ik. Ik wil een sigaret. Nu roken.

Een sigaret. Ik ben niet de enige die een sigaret wil. Ze zijn niet eenvoudig te krijgen. In de winkels zijn ze al maandenlang uitverkocht. Maar misschien vind ik ze op straat. Op de zwarte markt worden ze wel verkocht. Voor een bioscoop tref ik jongens die sigaretten van het merk Sportsman per stuk verkopen. Ik aarzel. Zal ik wel gaan roken? Misschien kan ik me beter gaan bedrinken. De jongens denken dat ik tob over de prijs. Ik hoef geen hele sigaret te kopen als dat te kostbaar wordt, ik kan ook een trekje nemen. Een shilling per trek. Zij zullen de trekjes tellen. Ik veroorloof mezelf een hele sigaret en savoureer die, zittend op de stoeprand. S. besluit ik voorgoed uit mijn hoofd te zetten. Die komt nooit weg uit Dar-es-Salaam.

Dan vraagt de jongen die het pakje sigaretten droeg, of ik voor hem een sigaret kan kopen.

‘Maar ze zijn toch van jou? Of heb je zelf zin om te roken?’

Nee, hij gaat hem verkopen.

‘Dus je verdubbelt de prijs van een sigaret?’

‘Ja,’ zegt hij verlegen, ‘dan krijg ik meer geld.’

Er is geen speld tussen te krijgen. Ik koop voor de dubbele prijs de resterende sigaretten in het pakje en verdeel ze onder de drie jongens. De verwarring die ontstaat is groot. Terwijl ze weglopen hoor ik ze vloekend en scheldend geld bieden op elkaars sigaretten. Ook kleinschalige hulp kan de rust verstoren en de gezondheid schaden.

Een week later komt er bericht van S. Het spijt hem dat het hem niet is gelukt te komen.

## De soldaat en de matras

Weer wacht ik op het vliegveld op een bioloog die DNA van furu komt halen. Terwijl wij in de rij stonden voor benzine, aan malaria leden en hevig visten, vond er in het Westen een doorbraak plaats in de moleculaire biologie. Het is een techniek waarmee een fragment DNA kan worden opgespoord en dat vervolgens zo vaak gekopieerd kan worden als gewenst. Het is nauwelijks bekend geworden, of daar komen de moleculair biologen alweer aangevlogen. Nog altijd weten we niet of we te doen hebben met een echte soortenzwerm. Nog altijd is er geen goede stamboom opgesteld met behulp van moleculaire kenmerken.

Voor vergelijkend onderzoek aan jonge soorten, zoals de soortenzwerm van cichliden uit het Victoriameer, is het traag veranderende DNA van de celkern niet het geschiktst. In het celplasma van de cellen van gewervelde dieren liggen kleine lichaampjes, de mitochondriën. Ook in deze mitochondriën bevindt zich enig DNA en dat is wél geschikt gebleken voor vergelijkend onderzoek aan jonge soorten. Het mitochondriaal DNA (mtDNA) is een cirkelvormig, dubbelstrengs DNA-molecule. In elke cel bevinden zich enkele honderden mitochondriën.

> Mitochondriën bevatten elk vijf tot tien kopieën van het cirkelvormige DNA. Het is ongeveer zestien- tot honderdduizend basenparen lang en bevat genen die coderen voor eiwitten, voor ribosomale RNA's, en genen, die coderen voor transport-RNA's. Bovendien bevat het stukken die niet coderen voor eiwit. Deze stukjes van het mtDNA heten de noncoding of control regions. Bij verschillende organismen is de basenvolgorde van het gehele mtDNA, dat enkele tientallen genen herbergt, vastgesteld.[29]
> In het DNA vinden af en toe mutaties plaats. In het eenvoudigste geval bestaat een mutatie uit de vervanging van de ene base door de andere. Er kunnen ook basenparen worden toegevoegd of geschrapt en ten slotte komen er ook ingrijpender reorganisaties voor van grotere stukken DNA. Mutaties vinden plaats op onvoorspelbare momenten, maar aangenomen wordt dat de frequentie waarmee ze plaatsvinden voor een bepaald stuk DNA binnen zekere marges blijft. Wanneer mutaties in het DNA in een gelijkmatig tempo optreden, zou elke mutatie kunnen worden opgevat als een tik van een moleculaire ‘klok’. De mate waarin het DNA van verschillende soorten uit elkaar is gegroeid, geeft een aanwijzing over de tijd die verstreken is sinds er een voortplantingsbarrière tussen hen werd opgetrokken.

Bij nauw verwante soorten zoals de furu uit het Victoriameer zou een vergelijkende studie van de basenvolgorde in een stuk DNA uit de celkern niet leiden tot het vinden van verschillen, de basenvolgorde in het onderzochte stuk DNA zou exact hetzelfde zijn. In deze gevallen kan mtDNA uitkomst bieden. Bij zoogdieren is vastgesteld dat de mutatiefrequentie in mtDNA vijf- tot tienmaal zo hoog is als in het DNA uit de kern. Bovendien verschilt ook binnen het cirkelvormig mtDNA-molecule de mutatiefrequentie per regio. Het hoogst is de mutatiefrequentie in de control region. De mutatiefrequentie in dit stuk DNA dat niet voor eiwit codeert, is tweetot vijfmaal zo hoog als in stukken DNA die voor eiwit coderen. Vandaar dat voor vergelijkend onderzoek aan jonge, nog weinig van elkaar verschillende soorten bij voorkeur gebruik wordt gemaakt van deze control region.[29]

Onderzoekers met fylogenetische interesse proberen verwantschapsrelaties tussen soorten vast te stellen, stukje bij beetje bouwend aan een stamboom die gebaseerd is op moleculaire kenmerken. Genetische archieven kunnen daarbij een steun zijn. Het is mogelijk gegevens over de basenvolgorde van een onderzocht stuk DNA op te sturen naar zo'n genetisch archief. Daar kan worden nagegaan met welk organisme waarvan het archief gegevens bezit, het studieobject het nauwst verwant is. Een onderzoeksgroep die zich enkele jaren geleden bezighield met het opstellen van een stamboom van zekere wormen, stuurde gegevens naar een genetisch archief met het verzoek het meest verwante organisme aan te wijzen. De uitslag verbaasde hen aanvankelijk zeer. De wormen bleken genetisch een sprekende gelijkenis te vertonen met het huisrund, maar van hun medewormen stonden ze mijlenver af. Na enig peinzen beseften de onderzoekers hoe dit resultaat tot stand was gekomen. De wormen waren ad libitum gevoerd met runderlever en daarmee hadden ze tijdens hun laatste maaltijd hun darmen gevuld, alvorens ze ten behoeve van het DNA-onderzoek werden geofferd en vermalen.

Ik kijk op van mijn artikel over mitochondriaal DNA. Voor me staat een peuter. Ik kijk haar niet recht in de ogen, want meestal zijn Tanzaniaanse peuters bang voor zwervers. Het meisje houdt de rok van een vrouw naast me stevig vast met haar ene hand en

steekt de andere naar mij uit. Ik pak haar arm beet en groet haar. Is ze niet bang voor zwervers, vraag ik de vrouw.

'Ze is niet bang voor wit, haar moeder heeft geen kleur.'

'Is ze albino?' vraag ik.

'Ehhh *baba*, vader,' zegt de vrouw bevestigend, hoewel ze het woord 'albino' vast niet kent.

Terwijl ik met de vrouw in gesprek raak, streelt het meisje de haren op mijn onderarm.

Een broodmagere man met ingevallen wangen en achterovergekamd dun haar stapt de hal binnen. Hij draagt een geruit overhemd, een te korte grijze terlenkabroek en sandalen. Lachend komt hij naar me toe, knikt naar de vrouw naast me en steekt zijn hand uit.

'Howell, witte pater,' zegt hij.

Ik sta op en schud hem de hand.

'Ik heb een lekke band. Hebt u een krik?' vraagt de pater.

Ik neem afscheid van de vrouw en het meisje en loop met de pater naar de landrover om een krik te pakken.

Geroutineerd verwisselt de pater het wiel. Hij kwam nonnen halen. Ze zouden op dezelfde vlucht zitten als mijn gast, maar hij ziet het somber in voor vandaag en rijdt zodra het reservewiel is geplaatst, terug richting stad. Ik wil het zo gauw niet opgeven en slenter rond bij de landingsbaan. Ik haal mijn aantekenboekje te voorschijn en begin te schrijven: 'Zwarte ooievaars zoeken slakken in drassig veldje naast landingsbaan...'

Een gespierde soldaat in een ruimvallend kaki kostuum komt op zware leren schoenen zonder veters op me afgestapt. Hij draagt een geweer in zijn rechterhand. Ik vervloek mezelf te hebben geschreven. Het is de soldaat die me bij een eerdere gelegenheid gebood mijn aantekenboekje op het vliegveld in mijn tas te houden. Onzin, vond ik. Met satellietfoto's kunnen militairen het hele vliegveld, tot en met de molshopen onder de landingsbaan, in kaart brengen, had ik hem verteld. En dat ik daaraan niets had toe te voegen.

'So this time you are arrested,' zegt de soldaat op haast weemoedige toon, terwijl hij het boekje uit mijn handen neemt. 'Have you been arrested before?'

'Maar natuurlijk,' antwoord ik niet zonder enige trots.

‘So for sure you know this procedure?’

Ik knik.

‘We can take your car, it is easier,’ zegt hij op zangerige toon.

We lopen naar de auto, ik houd het portier voor hem open en sluit het zodra hij, het geweer tussen zijn knieën geklemd, heeft plaatsgenomen.

‘Welke kant gaan we op?’ vraag ik, terwijl ik de motor start. Eerst rechtdoor, wijst de soldaat. Als hij me na enige minuten gebiedt een klein zandpad op te rijden, begrijp ik er niets meer van. Schuddend en bonkend rijden we over het haast onbegaanbare pad in de richting van het meer. Nadat we enkele honderden meters hebben afgelegd, vraagt de soldaat me te stoppen bij een wrakkige lemen woning. Hij stapt uit en gaat het huis in. Op het grijsbruine leem van de muur staat in witte letters: *Don't mix business with friendship*. Eronder is met blauwe verf een mythisch wezen, half mens, half hyena geschilderd. Daarnaast is met houtskool een mensfiguur gekrast, die zo te zien niets te maken heeft met de tekst, noch met het mythische wezen. Na vijf minuten komt de soldaat weer naar buiten en stapt in. Hij had een *shida*, een probleem.

‘Opgelost?’ vraag ik.

‘Klaar,’ zegt hij kortaf. Nu naar het bureau dat mijn zaak zal behandelen.

Ik start de motor, draai de landrover om en rijd het zandpad weer af in tegenovergestelde richting.

‘*Karibu mahindi*, als je zin in maïs hebt,’ zegt de soldaat terwijl hij twee geroosterde maïskolven uit een krant wikkelt. Ik neem een maïskolf aan en bedank hem.

‘Van eigen akker?’

Hij beaamt het trots en vraagt of ik zout bij me heb. Helaas, ik heb geen zout in de auto.

‘*Simama*, stop,’ zegt hij vriendelijk en wijst naar het volgende huisje.

Een besje, gerimpeld als een oude passievrucht, komt de deur uit zodra ze het geluid van de motor hoort.

‘*Karibu*, welkom, welkom,’ zegt ze vrolijk. ‘Hebben we gasten? Komen jullie op de thee?’

Ik voel dat ik geen recht van spreken heb en laat de soldaat het

woord doen, ook al richt het besje zich voornamelijk tot mij.

‘De zwervers zijn terug,’ zegt de soldaat lachend.

‘Des te beter, des te beter,’ zegt het besje opgewekt.

Ik voel me verward. Ik doe mijn uiterste best niet versleten te worden voor een koloniaal, maar een besje verwelkomt me stralend omdat de kolonialen terug zijn, onder arrest wel te verstaan. De soldaat ratelt iets in een taal die ik niet versta en vraagt dan zout in het Swahili. Helaas, helaas, ze heeft geen zout. Had ze maar geweten dat we kwamen. Dan had ze zout gekocht. De soldaat neemt afscheid van het besje en zegt tegen mij: ‘*Twendeni*, laten we gaan.’

Maïsetend zetten we onze tocht voort. Uit mijn ooghoeken zie ik de soldaat vredig naast me zitten, alsof we al weken op vakantie zijn. Hij wijst de weg naar het lokale politiebureau en nu zie ik dat we er al eerder langs zijn gekomen. Ik parkeer de landrover naast het bureau. Op de valreep, vlak voor de soldaat me opbrengt, vraagt hij: ‘Misschien heb je een matras?’

‘Een matras?’ herhaal ik verbaasd.

Of ik hem mijn matras zou willen verkopen alvorens ik naar huis terugkeer. Misschien kan hij vast beginnen met afbetalen, anders wordt het zo'n hoog bedrag ineens.

‘I want to make a booking,’ zegt de soldaat.

Het spijt me dat ik hem teleur moet stellen. Ten eerste ga ik nog lang niet weg, maar als het zover is, zal ik mijn bezittingen achterlaten voor de vissers met wie ik heb geleefd. Ze zouden kwaad worden als ik mijn matras aan hem verkocht.

‘Zouden ze kwaad worden?’

Het gezicht van de soldaat betrekt en ziet er enkele ogenblikken uit alsof hij een dreun heeft gekregen, maar dan dringt de boodschap door.

‘Natuurlijk zouden ze kwaad worden. Niet dan? Zeg zelf, zwerver,’ herkauwt hij, terwijl we het bureau inlopen.

Dan word ik overgeleverd aan een politieman en neemt de soldaat afscheid: ‘Zwerver, ik ga er weer vandoor. *Kazi, kazi*, aan het werk. Zeg, nog hartelijk bedankt.’

‘Het was niets, het was niets. *Asante kushukuru*, bedankt voor het bedanken,’ antwoord ik.

Daartoe uitgenodigd door de hoofdagent neem ik plaats aan

zijn bureau. Hij bladert met een ernstig gezicht in het aantekenboekje dat de soldaat hem overhandigd heeft. Ik kijk intussen rond in het kantoor. Op een houten bankje langs de muur zitten drie bedeesd kijkende mannen. Ze zijn alle drie in lompen gekleed. Een van hen heeft zelfs geen schoenen. Alleen een rafelige korte broek en een hemd dat voornamelijk bestaat uit gaten.

De muren van het kantoor zijn gepleisterd en donkergeel geverfd. Er hangt een zwart-witfoto van de *mwalimu*, de leraar, president Nyerere. De houten stoelen waarop de agenten zitten, zijn gemaakt naar oud Engels model. De Engelsen introduceerden dit type stoel in de jaren twintig en sindsdien wordt het zo getrouw mogelijk gekopieerd. Een stoel dient een kopie te zijn van de vorige stoel en zo terug tot die eerste Engelse stoel, die uit het Brits ideeëndepot neerdaalde op Tanganyikaanse bodem.

'Droomt u, zwerver? Waar komt u vandaan en wat zoekt u?' vraagt de hoofdagent in het Swahili, nog altijd bladerend in het aantekenboekje. In een hoek van het vertrek liggen stapels ordners en met touwen bijeengehouden paperassen. Op het oude houten bureau staat een typemachine en ernaast ligt een dun boek. Op de slappe kaft staat: *Help from Above*.

'So now my specific question is,' vervolgt hij in het Engels, 'what you were doing on the airport although in fact there was not even an aeroplane?'

'Ik wachtte op een vliegtuig,' antwoord ik in het Swahili.

'Maar waarom wachtte u dan niet in de hal? Die is immers speciaal gebouwd om in te wachten. In plaats daarvan ging u naar buiten en maakte aantekeningen.'

De hoofdagent kijkt me wantrouwig aan. Een tweede agent die nu mijn boekje inkijkt, zegt, met de rug van zijn hand triomfantelijk op het geopende boekje slaand: 'Kijk, hier is een tekening van het vliegveld.'

Hij wijst naar een schets die ik enkele weken geleden maakte. Ik schiet in de lach en zeg: 'Welnee, dat is het vliegveld niet. Het is een plattegrond van mijn ouderlijk huis. Hier ben ik opgegroeid. Kijk, dit was de gang, daar de keuken, en in die grote kamer stond de piano.'

'It looks very much like the airport. This is too big... too big for one house. Eh, eh, eh, is this one house?' zegt de hoofdagent ver-

baasd en gierend van de lach besluit hij: ‘We are so backward.’

Laat je toch niets wijsmaken, denk ik, maar ik houd mijn mond. De tweede agent, die de zaak nog altijd niet vertrouwt, vraagt: ‘Maar vertel eens wat hier staat.’

Ik lees: ‘Derde dag na de bevruchting: aan de ogen wordt de laatste hand gelegd. Er ontstaan lenzen. Het kijken kan beginnen, en mits deze embryo's daartoe voldoende zielsvermogen ontwikkelen, ook het zien = voelen.’

‘Het heeft met mijn werk te maken. Het is lastig uit te leggen. Het gaat over viskroost,’ verduidelijk ik.

‘Ah, you are a fish doctor, *bwana samaki*, our fisherman. Very good, very good. So these MiG's don't have your principal interest?’

‘Allesbehalve,’ antwoord ik opgelucht.

Een volumineuze agente, gekleed in witte blouse en een te nauwe zwarte broek met blauwe bies, wurmt zich achter het bureau langs en probeert de aandacht van de hoofdagent te trekken. ‘Straks, straks, ik ben nu met de zwerver bezig.’ Gedwee verdwijnt ze weer naar het belendende vertrek, ons uitzwaaiend met haar dikke gat.

De eerste agent wipt op zijn stoel terwijl hij met beide handen het bureau vasthoudt en zegt vrolijk: ‘De Russen sturen ons bommenwerpers, waarom sturen jullie alleen biscuitjes? Ach, laat ook maar, vertel me liever hoe ik glasmeerval moet roken. Daar zijn jullie zwervers meesters in, is me verteld.’

Op dat moment wordt een geboeide arme sloeber door twee agenten ruw het bureau ingeduwd en afgevoerd door een deur. Even later keren de agenten terug en komen bij ons staan.

‘Onze visdokter gaat vertellen hoe je glasmeerval moet roken,’ zegt de hoofdagent tegen de twee nieuwkomers. ‘Het woord is aan *bwana samaki*.’

Ik steek van wal: ‘U neemt een oliedrum en zaagt de bovenkant eraf. Maak een gat in de zijkant. Maak vervolgens een vuurtje onder in het vat. Zorg ervoor een flinke voorraad houtkrullen bij de hand te hebben. Over de bovenzijde van het vat spant u een bevochtigde jutelap. Als het hout nog gloeit maar de vlammen verdwenen zijn, de enigszins bevochtigde houtkrullen erbovenop strooien, zodat het goed gaat roken.’

‘En de vissen?’ vraagt een van de agenten.

Het bureau is veranderd in een dameskransje. Vriendelijk glimlachend luisteren de agenten naar het recept. De drie mannen die altijd nog op het bankje langs de muur zitten luisteren mee. Als het zo doorgaat, kom ik hier weg voordat het donker wordt. Ik ben gestopt met praten om te luisteren. Uit het vertrek waarin de geboeide man werd opgesloten komen merkwaardige geluiden, die ik niet thuis kan brengen.

‘Huilt er iemand?’ vraag ik.

‘De vissen,’ zegt de hoofdagent, ‘vertel ons over de vissen.’

‘De gezouten glasmeervallen liggen aan spiezen geregen klaar. Zodra het vuur flink rookt, worden de spiezen in het vat gehangen en vervolgens gaat de jutelap er weer overheen.’

Ik hoor nu duidelijk gejammer en gesnik, en vraag of er niet iemand moet gaan kijken.

‘Ga door,’ zegt de hoofdagent geërgerd.

‘Dat was het,’ antwoord ik. ‘Klaar. Als het vet uit de vissen is gelekt zijn ze klaar.’

De agenten bespreken het nieuwe recept vol enthousiasme.

‘Wanneer kom je vis brengen?’ vraagt een van hen. ‘En vergeet het vat niet,’ zegt een ander.

‘*Karibu* Tanzania, welkom in Tanzania,’ zegt de hoofdagent, terwijl hij het aantekenboekje dichtklapt en aan me teruggeeft, ‘en als je nog eens op het vliegveld komt, ga dan een beetje aan de kant staan of blijf wachten in de hal. Ga in vrede.’

## Blue Café

Om te vieren dat ik weer op vrije voeten ben, ga ik op weg naar Blue Café, een eethuisje in de stad, en tref op de hoofdweg onze gast, de moleculair bioloog Verdaasdonk, met rugzak en tonnetje. Hij is net aangekomen. Verdaasdonk is in gezelschap van een jonge man, die Jo van Geel heet en een passie voor knaagdieren heeft, in het bijzonder dode. Van Geel torst behalve een tas, die hij in de linkerhand houdt, een postzak van de Rwandese posterijen mee over zijn rechterschouder. Daarin bevinden zich, naar zijn zeggen, tachtig vallen.

‘Hij zal u zeker van uw muizen afhelpen,’ zegt Verdaasdonk en

hij gaat verder: ‘Voor Van Geel komt een dier pas tot leven, als het geëtiketteerd en met kamfer doordrenkt in zijn collectie ligt.’

Wij rijden naar Blue Café en stallen de bagage van de bezoekers in een hoek van het vertrek onder een kleine wastafel. Door de zwaar betraliede ramen, waar hemelsblauwe vitrage voor hangt, komt weinig licht. Toch is het niet donker dankzij de neonverlichting, die nerveus flikkert aan het plafond.

We bestellen loempiaatjes, kebab en thee met kardemom bij een magere Afrikaanse jongen, met onwaarschijnlijk slanke handen en dunne lange vingers. Zou de aye aye, het vingerdier, nog bestaan? Jaren geleden alweer had ik het zeldzaam geworden vingerdier tevergeefs gezocht in de regenwouden van Madagaskar, waar een snel slinkende radiatie van halfapen voorkomt. Ongeveer zoals deze halfapen, die het midden houden tussen een eekhoorn en een aap, zou een van onze verre voorouders eruitgezien kunnen hebben en zo werden sommige soorten traditioneel ook vereerd door de bewoners van dit eiland, als voorouders. Tijdens die tocht helaas geen spoor van de aye aye. Wel was het woud vergeven geweest van de biologen die ernaar op zoek waren. Denen, Fransen, Amerikanen, Nederlanders, ze slopen langs elkaar heen, klaar om het laatste vingerdier te gaan omhelzen.

De jongen met de lange vingers draagt een marineblauwe stofjas met veel te korte mouwen en houdt een takkenbezem vast. Een fakirachtige Indiër met grijs haar pakt de bestelde hapjes met een tang uit een glazen uitstalkastje dat op de toonbank staat, en deponeert ze op plastic schoteltjes, waarna ze ons door de jongen met een zwierig gebaar worden aangereikt. Op de Zaansgroene muur tegenover ons hangt een grote poster van een groep blonde popmuzikanten in een dennenbos. Ze glimlachen. Ons tafeltje met formicablad staat aangeschoven tegen een lichtblauw geverfde muur, die is volgeplakt met ansichtkaarten van strandhotels, stadsplattegronden en vooral veel Afrikaanse dieren: maraboes, zebra's, olifanten, cheetahs, luipaarden en leeuwen. Hoe zeldzamer het dier, des te meer ansichtkaarten ervan te vinden zijn aan deze muur.

Zwervers zouden bedreigde diersoorten moeten redden, maar wat gebeurt er: bedreigde diersoorten redden aan de lopende band conversaties tussen zwervers. Bevreesd dat de ander zal beginnen

over asfalt dat smelt, zielen die zich laten winnen, dieselmotoren die voorgloeien, waterputten die dieper worden of operaties die bij kaarslicht in een bloedbad eindigen, bestaat altijd de mogelijkheid de ander voor te zijn en te vragen of hij nog een nieuw dier gezien heeft.

Ook nu stel ik deze vraag aan de twee bezoekers, die juist een tocht door enkele wildparken achter de rug hebben. Ze rechten hun ruggen en beginnen ansichten aan te wijzen met afbeeldingen van dieren die zich juist níet lieten zien: wilde honden, de gestreepte hyena, de luipaard.

'Maar het meeste hebben we binnen,' zegt Van Geel op tevreden toon, en hij voegt eraan toe: 'Ik ken mensen die langer zijn geweest en minder zagen.'

Hij pakt een veldgids van Afrikaanse zoogdieren uit zijn tas, en begint daarin te bladeren. Heeft hij een exemplaar van een bepaalde soort gezien, dan zet hij een streepje voor de corresponderende afbeelding in de gids. Gonzende geluiden makend, toont hij trots de streepjes. Intussen legt de moleculair bioloog uit dat hij ánders leeft: een bestaan zonder gids.

Ik zeg het moedig te vinden, waarop hij antwoordt: 'Ach, moedig is misschien niet het juiste woord. Voor mij is het allemaal DNA. Zo heeft elk zijn strohalm en de mijne is eigentijds. Dit is nu eenmaal het tijdperk van het reductionisme.'

'Van de knaagdieren,' protesteert Van Geel, zonder op te kijken uit zijn gids.

Verdaasdonk schuift zijn stoel naar achteren, legt zijn handen in zijn schoot en kijkt tevreden glimlachend om zich heen, terwijl Van Geel zich druk maakt over een antilope die hij zeker gezien meent te hebben, ook al ontbreekt het streepje. Ik wil juist vragen hoe lang ze van plan zijn te blijven, als Verdaasdonk zegt: 'In het Manyarapark hebben we gezocht naar leeuwen in de bomen. Die had ík nou wel willen zien.'

'Jullie zijn de enigen niet,' antwoord ik.

De laatste keer dat wij er waren, werd ons voertuig herhaaldelijk tot stoppen gemaand door reizigers in andere auto's, die opvallend chagrijnig keken, terwijl ze er verder uitzagen als gewone safarigangers: met canvashoeden en zonnebrillen. Buiken en borsten volledig bedekt door fototoestellen, videocamera's en telelenzen.

Ze informeerden of wij ze al ontdekt hadden: de leeuwen in de bomen.

‘Nee, zitten hier leeuwen in de bomen?’

‘Jazeker, in dit reservaat bevindt zich een leeuwenpopulatie die zich in bomen ophoudt. Het is buitengewoon.’

Het bleek besmettelijk. Ook mijn reisgenoten hadden vanaf dat moment alleen nog oog gehad voor leeuwen in de bomen. Gaandeweg was de stemming in het met zwervers volgeladen voertuig bedrukter geworden, want de leeuwen bleken niet gemakkelijk te vinden. Er werd nauwelijks nog gesproken. Iemand had de stilte verbroken en gezegd: ‘We hebben nog drie uur voordat het donker wordt,’ en vervolgens, na een adempauze: ‘Ik zeg het niet om vervelend te zijn.’ Daarna was het weer stil geworden.

Het weidse landschap dat trilde in de hitte, een vlucht van duizenden roze en witte flamingo's, een kudde buffels die bezig scheen te stemmen over de richting die ze in zouden slaan. Het maakte geen enkele indruk meer sinds bekend was geworden dat er leeuwen in de bomen zaten. Toch was dat niet het merkwaardigste. Dat kwam pas toen ik in de late namiddag, tot mijn grote opluchting, een dikke gele poot over een boomtak zag hangen. Ongeveer vijftig meter van het zandpad hing hij. ‘Stop!’ had ik geroepen en de chauffeur was achteruitgereden totdat de poot weer in zicht kwam. De rest van de leeuw was van het pad af niet te zien geweest door het dichte bladerdek. Mijn reisgenoten, die de poot pas zagen nadat ik een volledige wandeling voor het oog had uitgestippeld, verlieten in ijltempo het voertuig en zeiden ‘verdomd’ of ‘verrek’, hun camera's in de aanslag houdend. Vervolgens waren ze recht op de poot afgerend, alsof de leeuwen zich voor geen goud op de grond zouden wagen. Ik was alleen achtergebleven en had doodsangsten uitgestaan. Waarom had ik de poot niet geheim gehouden? Om ruimte te scheppen voor een draaglijke avond? Hoe zou ik straks de verscheurde karkassen en overgeschoten ledematen kunnen verzamelen? Ik keek naar binnen en stelde vast dat de chauffeur de autosleuteltjes bij zich had gestoken.

Ongedeerd en uitgelaten kwamen mijn reisgenoten na enige tijd terug bij de landrover en zeiden: ‘Je hebt iets gemist.’

Er was een hele groep leeuwen te zien geweest, waaronder een leeuwin met drie jongen. Na dit voorval leek iedereen bevredigd.

Er werd druk gespeculeerd over ‘de onvergetelijke waarneming’.

‘Een geniale leeuw moet dat zijn geweest, die als eerste de aarde verliet en zijn cultuur een geheel nieuw perspectief bood,’ zei iemand. En wat een verstrekkende gevolgen zou dit cultureel overgedragen gedrag niet kunnen hebben voor vorm en levenswijze. De populatie zou, op de altijd weer van pas komende lange duur, het luchtruim kunnen veroveren. Noodgedwongen bijvoorbeeld, doordat er op de grond niets meer te eten was. Goed, ze zouden wat kleiner moeten worden, het skelet wat lichter, er zou een brede huidplooi moeten komen van de onderkaak naar de voorpoten, van de voorpoten naar de achterpoten en vandaar verder naar de staart. Hier en daar een spier in de huidplooi, dat hoefde werkelijk geen al te ingrijpende verbouwing te worden, en ja hoor, daar zweefden ze al. ‘De dinosauriërs waren immers ook niet uitgestorven, maar weggevlogen,’ meende iemand zeker te weten. Er werd gezongen en er werden grapjes gemaakt. Bovendien was er plotseling grote haast ontstaan om terug te keren naar het hotel. Uren later nog waren mijn reisgenoten in de weer met de administratieve verwerking van het vergaarde bewijsmateriaal, tevreden nakeuvelend over ‘Ons Geluk’.

‘Maar dat is *maji moto*, de warmwaterbron in het Manyarapark,’ zegt Verdaasdonk, en wijst naar een van de ansichten. ‘Ben je er weleens geweest?’ vraagt hij. ‘Ik heb mijn hand in het water gestoken. Zeventig graden Celsius, schat ik. Misschien kunnen we er hittebestendig enzym vandaan halen, polymerase.’

‘Hittebestendig polymerase, waar is dat goed voor?’ vraag ik welwillend.

‘Dat is nodig om de polymerasekettingreactie te laten verlopen. Met behulp van die reactie zouden we het mitochondriaal DNA van furu kunnen bekijken om erachter te komen of het een soortenzwerm is, een monofyletische groep. Of hebt u nog niet gehoord van de polymerasekettingreactie?’

Ik had wel gehoord van een doorbraak in de moleculaire biologie, maar kende geen details. Terwijl Van Geel, gebogen over zijn gids, verder mopperde over de ondoorzichtige systematiek van klipdassen, werd ik door de moleculair bioloog op de hoogte gesteld van de zegeningen van de polymerasekettingreactie.[30]

Het principe van de polymerasekettingreactie is eenvoudig en berust op de manier waarop DNA in de natuur zich vermeerdert. Wanneer een cel zich deelt, valt dubbelstrengs DNA uiteen in twee enkele strengen. De waterstofbruggen, die in het model van Watson en Crick deel uitmaken van de sporten van de touwladder, zijn relatief zwak en worden verbroken. Deze enkele strengen DNA doen dienst als mal voor complementaire strengen die met behulp van een enzym, het DNA-polymerase, worden geschreven volgens het principe van de basenparing. Het bijzondere van polymerase is dat het een bepaalde base herkennen kan en daarop reageert door de complementaire base eraan te koppelen. Herkent het polymerase de base guanine, dan wordt cytosine aangesleept; herkent het cytosine, dan wordt guanine aangekoppeld. Analoog zorgt polymerase voor de koppeling van thymine en adenine. Het resultaat is een dubbelstrengs DNA-molecule in elke dochtercel, die bestaat uit een streng die afkomstig is uit de oudercel, en een nieuw geschreven complementaire streng. De genetische informatie in de dochtercellen is dus exact dezelfde als in de oudercel. Voor de ontdekking van de polymerasekettingreactie was de hoeveelheid DNA waarin onderzoekers specifiek geïnteresseerd waren vaak te klein om iets mee aan te vangen. De hoeveelheid DNA in de haarwortel van een haar die mogelijk van een misdadiger afkomstig zou kunnen zijn, is niet voldoende om de persoon aan wie de haar ooit heeft toebehoord te identificeren. Hetzelfde geldt voor de hoeveelheid DNA in spermasporen van verkrachters. De toepassingsmogelijkheden van een techniek waarmee gericht een klein fragment DNA kan worden vermeerderd zijn voorlopig onbegrensd. Infecties met schimmels, bacteriën of virussen, bijvoorbeeld het Human Immunodeficiency Virus (HIV), de veroorzaker van aids, zouden in een vroeg stadium kunnen worden aangetoond als de hoeveelheid lichaamsvreemd DNA nog uiterst klein is. Ook evolutiebiologen zouden de techniek kunnen gebruiken om een afgebakend stuk DNA te vermeerderen, de basenvolgorde ervan te bepalen en te vergelijken bij verschillende soorten, om zo een indruk te krijgen van de mate van hun verwantschap. Het zou mogelijk worden moleculaire stambomen op te stellen, waarbij in plaats van morfologische eigenschappen basen uit het DNA dienst doen als kenmerken. Om onder meer deze redenen werd jarenlang gezocht naar zo'n techniek. In het midden van de jaren tachtig struikelde de Amerikaanse biochemicus Kary Mullis, die de Nobelprijs voor dit werk kreeg, over de gewenste methode. Hij ontdekte hoe door middel van de polymerasekettingreactie een kleine hoeveelheid DNA kunstmatig kon worden vermeerderd tot bruikbare hoeveelheden. De methode werkt als volgt: het scheiden van complementaire strengen DNA, zoals dat door enzymen geschiedt bij celdeling onder natuurlijke omstandigheden, kan kunstmatig worden bewerkstelligd door verhitting tot 94 graden Celsius. Bij deze temperatuur worden de waterstofbruggen tussen complementaire basen verbroken, terwijl de strengen zelf intact blijven.
Een kenmerk van het enzym DNA-polymerase is dat het zoekt naar een aangrijpingspunt

op het DNA in de vorm van een onregelmatigheid. Pas als DNA-polymerase een klein stukje dubbelstrengs DNA heeft gevonden, begint het een complementaire streng DNA te schrijven. Van deze eigenschap van het enzym wordt bij de kettingreactie gebruik gemaakt. Aan de enkele strengen DNA worden stukjes op maat gemaakt enkelstrengs DNA gekoppeld, en wel aan het begin van het fragment dat vermeerderd dient te worden in de ene streng, en aan het einde ervan in de andere. Deze stukjes DNA van ongeveer twintig tot dertig nucleotiden gaan, ondanks de honderdduizenden aanwezige basen in de oplossing, feilloos af op hun enige doel, te weten hun eigen complement. Ze worden genetische sondes of primers genoemd. Hebben de genetische sondes hun bestemming gevonden, dan kan het DNA-polymerase beginnen met het schrijven van een complementaire streng door base na base te paren. Scheiden van de dubbele DNA-strengen, afbakenen van het te vermeerderen stuk DNA door het koppelen van genetische sondes aan begin en uiteinde van het fragment waarvoor interesse bestaat, en ten slotte synthese van het gewenste stuk dubbelstrengs DNA - dit is de essentie van de polymerasekettingreactie. Eenmaal in gang gezet kan het proces zich tientallen malen herhalen, waarbij het nieuw gevormde DNA fungeert als mal voor de synthese van een nieuwe kopie van het doelwit-DNA. Op deze manier wordt bij elke cyclus de hoeveelheid van het gewenste DNA-fragment, gelegen tussen de twee genetische sondes, verdubbeld.
Het polymerase dat wordt gebruikt voor de polymerasekettingreactie is oorspronkelijk afkomstig van een bacterie (Thermus aquaticus) die in hete bronnen, misschien ook in maji moto, voorkomt. Het gaat niet kapot bij de hoge temperatuur die nodig is om dubbelstrengs DNA kunstmatig te scheiden. Door gebruik te maken van een hittebestendig enzym is het mogelijk in enkele uren een miljard kopieën te maken van een bepaald DNA-fragment.

'Een methode om een naald in een hooiberg op te sporen en van deze naald vervolgens weer een berg te produceren, zo is de kettingreactie wel gekarakteriseerd,' zei Verdaasdonk.[30] In de weken die volgden verzamelde Verdaasdonk een voorbeeldige serie monsters, maar helaas maakte hij een fout waardoor hemzelf en ons de zegeningen van de kettingreactie voorlopig werden onthouden. Hij vergat op een avond zijn tonnetje te sluiten. De voorraad vloeibare stikstof slonk in hoog tempo. Nog was er niets aan de hand, want de monsters konden de volgende morgen, direct nadat de ramp was ontdekt, worden diepgevroren in de vriezer van een van de zwervers te Mwanza. Verdaasdonk vertrok en zou binnen afzienbare tijd terugkomen met vloeibare stikstof om zijn monsters op te halen. Helaas moesten we hem op zekere dag schrijven

dat de elektriciteit langer dan een week was uitgevallen en dat we vreesden voor zijn monsters. We hebben Verdaasdonk nooit meer teruggezien. Maar het duurde niet lang of er kwam een nieuwe generatie moleculair biologen op de furu van het Victoriameer af. Fris en vol goede moed.

Eindelijk werd bekend dat furu uit het Victoriameer afstamden van één enkele vooroudersoort. Een echte soortenzwerm.[29] Deze waarnemingen betekenden de doodsteek voor het polyfylie-model van Greenwood. De genetische verschillen tussen furusoorten waren uiterst klein, kleiner nog dan de verschillen tussen sommige menselijke populaties.

> Axel Meyer en collega's van de universiteit van Californië (Berkely) onderzochten verschillende delen van het mitochondriaal DNA van veertien soorten furu uit het Victoriameer. Ze onderzochten representanten van verschillende trofische groepen: insekteneters, viseters, pedofagen, algenschrapers, slakkenkrakers en slakkenwrikkers. In totaal werd de basenvolgorde bepaald van drie fragmenten, elk enkele honderden basenparen lang, die zich bevonden in verschillende delen van het mtDNA. Een deel van de fragmenten kwam uit het variabelste deel van de control region, het niet voor eiwit coderende deel van het mtDNA. Een ander fragment behoorde tot langzamer veranderende stukken, zoals het zogenaamde cytochroom-B-gen en twee genen die coderen voor transport-RNA. De variatie in de basenvolgorden die bij de veertien onderzochte soorten werd gevonden, was verbazingwekkend klein. Slechts op vijftien van de ruim achthonderd posities werden basensubstituties aangetroffen. De variatie is kleiner dan in overeenkomstige stukken mtDNA die afkomstig zijn uit verschillende menselijke populaties, terwijl Homo sapiens een soort is die zelf weinig variatie in mtDNA vertoont. Maar zijn de honderden varianten furu dan wel biologische soorten? Zouden het niet enkele biologische soorten kunnen zijn, die zich in vele verschillende gedaanten manifesteren? Dat is onwaarschijnlijk. Want ondanks de kleine variatie in mtDNA zijn er geen twee soorten waarbij precies dezelfde basenvolgorde werd aangetroffen, een resultaat dat bijna niet door toeval tot stand kan zijn gekomen. Het waarschijnlijkst is dat de door ons onderscheiden categorieën furu in het Victoriameer wel biologische soorten zijn, maar heel jonge. Behalve door de kleine variatie in het mtDNA van de control region wordt die indruk nog versterkt doordat er geen ingrijpender mutaties werden aangetroffen dan enkele basensubstituties, terwijl in de trager veranderende delen van het DNA (cytochroom-B-gen, tRNA-genen) geen énkele basensubstitutie werd geobserveerd. Ook vergelijkingen met andere studies aan vissen geven aan dat er iets bijzonders aan de hand is. Over het algemeen is de variatie in de conservatieve delen van het mtDNA, die bij verschillende in-

> dividuen van een en dezelfde soort zoogdieren wordt aangetroffen, nog groter dan de variatie in de snel veranderende control region, die tussen verschillende soorten Haplochromis en zelfs geslachten (Haplochromis, Macropleurodus, Platytaeniodes) werd aangetroffen.
> Om de furu van het Victoriameer te kunnen plaatsen ten opzichte van andere cichliden, en aanvullende informatie te verzamelen met betrekking tot de steeds sterker wordende indruk dat het om een groep met een gemeenschappelijke voorouder gaat, onderzochten Meyer cum suis dezelfde stukken mtDNA bij 26 andere cichlidesoorten. Deze soorten waren onder andere afkomstig uit het Malawimeer, het Tanganyikameer en uit Westafrikaanse rivieren. De basenvolgorde van de onderzochte delen mtDNA van furu uit het Victoriameer verschilden gemiddeld door drie basensubstituties van elkaar. Van de Malawicichliden verschilden ze in gemiddeld 55 substituties en van cichliden van andere herkomst in ten minste 77 substituties.

De furu uit het Victoriameer staan in moleculair opzicht dichter bij de cichliden uit het Malawimeer dan bij de cichliden uit het Tanganyikameer en zijn nog verder verwijderd van de vertegenwoordiger uit Westafrikaanse rivieren (Hemichromis). Soorten uit het Victoria- en het Malawimeer, die in vormkenmerken een sterke gelijkenis vertonen, bleken in moleculair opzicht evenveel van elkaar te verschillen als representanten uit beide meren met sterk verschillende morfologie. De zwerm in het Victoriameer geeft een niet-extreme, maar al tamelijk ver voortgeschreden radiatie in vormkenmerken te zien en een sterke differentiatie in ecologische eigenschappen. Verrassend is niet alleen de explosieve soortvorming en radiatie, maar ook het feit dat evolutie van vorm zich kennelijk voltrokken heeft zonder dat de moleculaire evolutie daarmee gelijke tred houdt.

De geneticus John Avise van de universiteit van Georgia was verbijsterd toen hij hierover las. Hij reageerde met een artikel. ‘Morphological and molecular evolution can march to the beat of different drummers,’ begon hij zijn commentaar. De degenkrab, een levend fossiel dat tientallen miljoenen jaren weinig in vormkenmerken veranderde, vertoont in moleculair opzicht een ‘normaal’ patroon van genetische variatie van DNA en eiwitten, terwijl mens en chimpansee, die zo duidelijk verschillen in bouw en levenswijze, in dat opzicht voor 99 procent identiek zijn. Maar zelfs in vergelijking met deze voorbeelden is de ontkoppeling van mor-

fologische en moleculaire evolutie bij de cichliden uit de Oostafrikaanse meren verrassend.

Wat zou er achter de kneedbaarheid van furu uit het Victoriameer kunnen zitten? Hoe ontstond uit de voorouderlijke vorm de eindeloze reeks vormvarianten die de soortenzwerm tegenwoordig herbergt? Niemand kent het antwoord nog precies, maar langzamerhand wordt het beeld duidelijker. In de drie volgende hoofdstukken draait het uiteindelijk steeds om deze vraag, al zal ik het niet steeds over furu hebben, maar ook over evolutietheorie in algemene zin. En af en toe wisselt het perspectief: van visjes in een gesloten wereld die op minischaal evolutie illustreren, naar algemene evolutietheorie die veel verklaart over de visjes. Schrijven over evolutie in een strakke lineaire vorm is lastig. Dat komt doordat de theorie van stukjes en beetjes aan elkaar hangt. Al dat *circumstantial evidence* tezamen maakt de theorie, naar mijn mening, overtuigend. Hoe verandert vorm, welk mechanisme is verantwoordelijk voor vormverandering? Is dat natuurlijke selectie? In hoeverre had Darwin het goed gezien?

## Eindnoten:

25 M. Nishidi (1991). Lake Tanganyika as an evolutionary reservoir of old lineages of East African cichlid fishes: Inferences from allozyme data. *Experientia* 47:974-979.

13 P.H. Greenwood (1974). The Cichlid Fishes of Lake Victoria, East Africa: the Biology and Evolution of a Species Flock. *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Zool.)* Supp. 6:1-134.

26 M.L.J. Stiassny (1991). Phylogenetic intrarelationships of the family Cichlidae: an overview. In: M.H.A. Keenleyside (ed.): *Cichlid Fishes, Behaviour, Ecology and Evolution*. Chapman and Hall, Londen, p. 1-35.

27 M.L.J. Stiassny (1981). The phyletic status of the family Cichlidae (Pisces, Perciformis): a comparative anatomical investigation. *Neth. J. Zool*. 31:275-314.

28 I. Kornfield (1991). Genetics. In: M.H.A. Keenleyside (ed.): *Cichlid Fishes, Behaviour, Ecology and Evolution*. Chapman and Hall, Londen, p. 103-128.

29 A. Meyer, T. Kocher, P. Basasibwaki, A.C. Wilson (1990). Monophyletic origin of Lake Victoria cichlid fishes suggested by mitochondrial DNA sequences. *Nature* 347:550-553.

29 A. Meyer, T. Kocher, P. Basasibwaki, A.C. Wilson (1990). Monophyletic origin of Lake Victoria cichlid fishes suggested by mitochondrial DNA sequences. *Nature* 347:550-553.

29 A. Meyer, T. Kocher, P. Basasibwaki, A.C. Wilson (1990). Monophyletic origin of Lake Victoria cichlid fishes suggested by mitochondrial DNA sequences. *Nature* 347:550-553.

30 W. Zolg (1993). De polymerase-kettingreactie. In: H. Schellekens (ed.): *De DNA-makers. Architekten van het leven*. Natuur & Techniek, Maastricht, p. 23-41.

30 W. Zolg (1993). De polymerase-kettingreactie. In: H. Schellekens (ed.): *De DNA-makers. Architekten van het leven*. Natuur & Techniek, Maastricht, p. 23-41.

29 A. Meyer, T. Kocher, P. Basasibwaki, A.C. Wilson (1990). Monophyletic origin of Lake Victoria cichlid fishes suggested by mitochondrial DNA sequences. *Nature* 347:550-553.

## 4 De blaar: evolutie door natuurlijke selectie

Voorzichtig kom ik overeind in bed om de bittere smaak van kinine weg te spoelen, ga weer achteroverliggen en kijk naar buiten: grijswitte slierten wolk in het donkerblauw van de avondlucht. Bijna uit beeld staat de volle maan als een bleekgele vlek, hoog aan de hemel.

Wanneer ik met mijn ogen knipper wordt de vlek langgerekt, als de weerspiegeling van het licht van een straatlantaarn in een gracht. Houd ik mijn oogleden bijna gesloten, dan doemt de vage contour van een vis op. Een waterig, gestoord beeld dat van vorm verandert naarmate meer of juist minder licht de netvliezen treft. Langgerekte vormen, steeds langgerekter, of juist korte stompe vormen, steeds korter en stomper. Het is een kwestie van traanvocht verdelen.

Voor mijn geestesoog komen imposante, langgerekte achtervolgers met enorme kaken en tanden voorbij. Tussen planten liggen grote jagers in hinderlaag. Ze bestaan voornamelijk uit bek. Elk moment kunnen ze te voorschijn schieten en toeslaan. Plompe grazers kammen algen van de rotsen en maken de indruk hier nog miljoenen jaren mee door te kunnen gaan. Slakkenkrakers met zware koppen schuifelen over de zandbodem op zoek naar prooien. Het aanhoudend sneuvelen van slakkehuizen veroorzaakt een oorverdovend gekraak. Kleine, slecht bewapende modderhappers doemen af en toe op wanneer opgewarrelde modderdeeltjes naar de bodem zinken. Een vrouwtje met jongen in haar bek gedraagt zich als een mannetje: agressief, beweeglijk. Ze is zelfs van kleur veranderd. Gitzwart valt ze alles aan wat in haar buurt komt. Territorium van de verbeelding? Ze zwemt ermee weg. Het vrouwtje

doet zich voor als een seksueel actief mannetje, maar wordt ontmaskerd door een pedofaag, een kindereter, bij haar snuit gegrepen en meedogenloos geaborteerd. Binnen enkele dagen zal ze er niet meer uitzien als een mannetje. Zilvergrijs zal ze opgaan in de massa.

Zou de grote verscheidenheid in vorm en in gedrag zijn ontstaan door de werking van natuurlijke selectie binnen elk van de honderden soorten in deze zwerm? Is er een alternatieve hypothese voorhanden, een wetenschappelijke, een operationele? Kan een vormverscheidenheid, zo groot als deze soortenzwerm vertoont, ook zónder natuurlijke selectie tot stand zijn gekomen of is natuurlijke selectie de belangrijkste evolutionaire kracht geweest bij het ontstaan ervan? Al twijfelend aan het belang van natuurlijke selectie heb ik intussen de grootste moeite niet zelf te worden weggeselecteerd. Pas nog stapte ik op een haar na op een gecamoufleerde pofadder die, in het laatste licht van de dag, in het warme zand lag: als de vormverscheidenheid nu eens niets te maken zou hebben met natuurlijke selectie, maar met een niet-herkend, of nog onbekend, vormgenererend principe? Daaraan dacht ik terwijl ik mijn pas vergrootte en over de doodstil liggende slang stapte. De wereld een mijnenveld van de evolutionisten? Kan ik om het darwinisme heen? Ik zou best willen, maar voorlopig stoot ik keer op keer op het gelijk van Darwin. Het wordt zwart voor mijn ogen.

Ik draai mijn hoofd weg van de maan en luister naar voetstappen die klakken op beton. Een licht iemand loopt naar de keuken.

Als ik mijn hoofd weer terugdraai, blijft de schedelinhoud achter bij de schedel zelf en klapt er even later met een smak tegenaan. Meer pijn kan ik niet verdragen. Pijn is een waarschuwing. Goed, ik ben gewaarschuwd. Laat er een blaar komen. Een moment van rust. Het einde desnoods, al zou dat voorbarig zijn. Blaren zijn tekens, waarschuwingstekens. Niet verder gaan, de grens is bereikt. Denk bijvoorbeeld aan de blaar onder de voet. Maar op kritieke momenten cijfert deze zich weg. Op de vlucht voor een verscheurend dier barst hij en wordt verderrennen mogelijk zonder al te veel pijn. Een elegante evolutionaire oplossing met ontsnappingsclausule: de blaar... Ik sla met een vuist op mijn voorhoofd. Laat dit vruchteloze denken stoppen. Liggen gaat niet. Ik ga rechtop

zitten, mijn armen om mijn knieën geslagen, en teken met mijn hoofd cirkels in de lucht. Na een tiental cirkels volgt een nuancering van de beweging. Voorwaarde is dat de lijn blijft doorlopen. Regels zijn regels, al verzin ik ze zelf. Vanaf het hoogste punt van de cirkel naar binnen toe, tot iets boven het middelpunt en weer terug naar boven. Een lus, een neus, een menselijk aangezicht naar een millennia-oud en kosmopolitisch schema. Herhalen. Blijven herhalen. Het werkt. Verdoving komt. Nu voorzichtig gaan liggen. Buiten nog altijd de maan. Ze deelt zich in tweeën, groeit aan, deelt zich, groeit aan. Elf keer knipperen met de oogleden is een jaar. Ik knipper honderden malen om tijd te hamsteren. Zie mezelf liggen in bed. Verwonder me over het onzinnige geknipper met de oogleden. Water druipt van de smeltende ijsblokken die op mijn voorhoofd zijn gelegd.

Glashelder zijn de verbanden. Zo onverwacht eenvoudig is alles waarover ik begin te denken. Maar hoe het inzicht vast te houden? Hoe het te beschrijven? Onhandig als de zwemvliezen waarmee de loopgans zit opgescheept, zo ervaar ik de woorden die ik tot mijn beschikking heb. De buitenvorm van inzicht blijkt spekglad. Het maakt me moedeloos. Een woordenschat die op het kritieke moment slechts goed blijkt om handel mee te drijven, of een verzekeringsagent mee te woord te staan.

De ijskast slaat aan, ronkt vervaarlijk, maar het wordt niet kouder. Als ik het laken van me afsla, stijgt er damp op. Koeltebrengende woorden verzinnen. Slede, iglo, koelbloedig, *kaltstellen*. Lig ik morgen ingevroren in de uitgestrekte koelcellen van het ziekenhuis in de stad? Tussen dode Tanzanianen. Valt de stroom weg. Botsende doden in smeltend ijs. Het is hier aan de orde van de dag.

‘Riep je iets?’ zegt een zachte stem, terwijl de deur langzaam opengaat.

Even later sta ik op en loop de kamer uit. Zit daar het stille meisje bij het licht van een gaslamp te lezen? Kijkt ze me aan? Waar zijn haar gelaatstrekken? Er hangt iets voor. Ze draagt geen voile. Schaduw van traliewerk? Een gevangene?

‘Hij is verward,’ zegt een stem achter me. Ik kijk om maar zie niemand.

‘Mag ik de voetstappen van zopas zien?’ vraag ik het meisje. ‘Weet je Laetoli nog? De voetafdrukken van de eerste mensen, bewaard in vulkanische as.’

Na een eruptie van lava die blazig stolde, volgde een diepe zucht van de vulkaan. Een asregen daalde neer. Het motregende die dag. Ze luistert niet, staat op en loopt naar de keuken.

‘Die kleuter die in de voetsporen van een volwassene had gestapt... Door die spelende kleuter zullen we misschien nooit weten hoe rechtop ze al liepen. De eerste en laatste afdrukken van voeten in vulkanische as. Dat die samenvallen.’

‘Hou op,’ zegt een stem ongeduldig.

‘Om aan te geven hoe kort het was... Al met al...’

‘Genoeg. Nu stil.’

Op mijn knieën door de kamer kruipend volg ik haar schreden. Van lichtvoetigheid geen spoor. Ik houd mijn handen onder mijn hoofd en draai op mijn rug. Het beton voelt weldadig koel. Weer voetstappen, eerst zich verwijderend, dan naderend. Ze buigt zich over me heen en brengt haar handen naar mijn keel. Ze glimlacht en zegt: ‘Drinken.’ Ondanks het geruis klinkt de stem vertrouwd.

Het stoort me. Wat ik wil beweren lijkt niet tot haar door te dringen: zonder een zee van tijd geen evolutie. Zonder tijd blijft een mooie bloem altijd dezelfde mooie bloem. Waren er geen bloemen geweest. Nu niet de voorwaarden gaan opnoemen voor het ontstaan van mooie bloemen. Niet opnoemen. Niet de wind. De wind geeft eiken en kleurloze dennenbossen.

Ze houdt haar hand tegen mijn voorhoofd. Het bonkt.

‘Rustig,’ zegt ze.

Maar hoe te stoppen? Als ik ga liggen begint het weer. Het denken over zachtmoedigen. Niet te stuiten. Dat de zachtmoedigen niet verdwijnen, komt doordat ze telkens weer geboren worden. Er klopt iets niet met dat idee van natuurlijke selectie. Zo zeldzaam zijn ze niet dat het mutanten zouden kunnen zijn. Of is zachtmoedigheid niet erfelijk? Of toch ergens goed voor? Het wordt weer zwart voor mijn ogen.

‘Ik ben beter,’ verkondig ik. ‘Naar buiten. Het wordt al licht. Vlinders vangen. Wil en daad moeten samenvallen. Als iemand dat begrijpt, ben jij het. Melle gaat naar Nederland. Dat heb ik toch ver-

teld? Of hij levende vlinders wil meebrengen voor de evolutiebiologen. Ze werken aan natuurlijke selectie. Ze gebruiken de vlinders voor experimenten over het ontstaan van kleur- en vlekkenpatronen op de vleugels. Ze kijken naar vlinders die andere soorten nabootsen, maar ook naar de evolutie van onzichtbaarheid, of juist opzichtigheid. Precies de dingen waarvoor ik me interesseer bij de visjes. Ze vragen om vlinders van het geslacht Bicyclus. Op dat verwaarloosde begraafplaatsje voor *expatriates* zitten ze veel.'

Maar zij blokkeert de buitendeur. Ze heeft de sleutel in de zak van haar broek gestoken.

'Jij blijft voorlopig,' zegt ze. Haar stem komt nauwelijks uit boven het geruis. Ik ga weer in bed liggen. Ben ik in slaap gevallen?

'Daar bij 1897.' Ik maak een omtrekkende beweging tot ik achter de kei sta, waar alleen een jaartal, 1897, in gekerfd is. Geen gepolijste steen, geen houten kruis, geen naam, geen vermelding van *trauernde Hinterbleibenden*. Ik klap in mijn handen als Melle zijn vlindernet op een meter afstand van de steen heeft gebracht. Hij slaat raak, haalt de oranjebruine vlinder uit het net en stopt hem in een kartonnen doos, intussen om zich heen speurend. 'Daar,' wijst hij. Ik loop naar de steen van August Heimke Unteroffizier in der Kaiserl. Schutztruppe 1899-1901 geb. 29.VI.1875, gest. 6.VI.1901. In het gras naast de steen zit de vlinder... te vroeg geklapt. Voortaan omzichtiger te werk gaan. Melle wijst naar de struiken achter het graf van Friend Decimus, waarop enkele vlinders landen. We sluipen erheen: FRIEND DECIMUS (JACK) BRAZIER. Born in Brighton. England: 4 Dec 1908. Died in Misungwi. MZA.region: 3 Sept 1975. The last British pioneer, prospector and miner who spent 40 years in developing gold, mica and diamond mines in Tanganyika. From 1965 to 1973 he strived with courage and fortitude to work his diamond claims at Mwamanga pipe near Misungwi, but his efforts were thwarted due to change in mining policy of the country. His achievements lay in his finding new diamond deposit Mabuki in 1972 and in helping indigenous people till the end of his life... Ze zitten te hoog, deze vlinders. We lopen verder. Geen vlinder bij de steen van Baby Casmiro Francis Vaz, maar bij een Chinees kind strijkt er een neer. Met een stok prik ik voor me in het gras, op weg naar het graf.

‘Slangen mijden zonder verlies van vlinders. Dat is de kunst,’ zeg ik.

‘Precies,’ zegt Melle. ‘Niet alleen voor jou trouwens, ook voor vogels die op vlinders jagen en zich niet willen verslikken in een slangekop. Ken je die vlinders die als ze zitten, sprekend op slangekoppen lijken? Nabootskoppen, maar klap eens.’

Ik klap in mijn hand boven de vlinder, terwijl Melle raak slaat. Zijn hand verdwijnt voorzichtig in het net om de vlinder te omvatten. Hij kijkt triomfantelijk, glimlacht en sluipt verder, naar de Rus, zijn wijsvinger gestrekt tegen zijn mond houdend: Eric Nowotny 22.3.07-13.1.70, slaat, raak. RIP. Dat hij ruste in vrede. Zonder mij gaat het vangen even goed, krijg ik de indruk, maar Melle gelooft in ‘samenwerking’.

Zal hij ermee door de douane komen? Het getik en gefladder in de doos is duidelijk hoorbaar. De douanier legt zijn oor tegen de doos. Zijn gezicht vertoont trekken van angst, maar ook van schaamte: ‘Spirits’. Het geloof erin is van staatswege afgeschaft, maar het is lastig niet te geloven in wat er is. Overal. Dag en nacht. Doorlopen geeft hij met een wuivend handgebaar diplomatiek aan: weg, het land uit, de vogel in. Een nuchtere collega is niet tevreden en opent ondanks de waarschuwingen de doos. Honderden vlinders verspreiden zich door de hal van het vliegveld.

## Het ziekenhuis

Als ik ontwaak, bevind ik me in een smal en kort bed. In mijn linkerarm een infuus. Mijn benen liggen een eind buiten boord, als de poten van de kip die ik laatst kreeg opgediend bij eetcafé No Sweat. De dunne, langgerekte poten van de tengere vogel staken ten minste vijfentwintig centimeter buiten het bord uit. ‘Is dit kip?’ had ik de ober gevraagd, mijn wijsvingers tegen het begin en het afgebroken uiteinde van een van de poten houdend. ‘Volgens mij is het een steltloper.’ De ober had de kaart gepakt en voorgelezen: ‘Kip met rijst, kijk, hier staat het, kip met rijst. Dat had u toch besteld?’ En hij had er dodelijk ernstig aan toegevoegd, wijzend naar een plastic kan in de vorm van een ananas: ‘This is a boiled water.’

Een ziekenzaaltje. Het bed aan mijn linkerzijde is leeg. In het

bed rechts ligt onder een lichtblauw laken een broodmagere Tanzaniaan te woelen. Hij heeft bloeddoorlopen ogen en kijkt me vriendelijk aan.

'*Umeamka salama*, ben je in vrede ontwaakt?' vraagt hij.

Mijn mond is te droog om te antwoorden. Ik krijg mijn kaken niet van elkaar en voel me te slap om te knikken, maar de pijn is verdwenen. Dit is genot. Aan de overzijde van de zaal staat nog een aantal bevolkte gietijzeren bedden.

Een verpleegster beent door het gangpad. De deuren naar de binnenplaats met oude bomen staan wagenwijd open. Een frisse, zachte wind voert de bedwelmende geuren van bloemen de ontsmette ruimte in. Het heeft kennelijk hard geregend. Er liggen plassen. Vrouwen doen zingend en lachend de was bij een kraan. Het geluid van water dat op de grond plenst. Van ijzeren emmers die worden neergezet. Van was die op een platte kei wordt geslagen. Hoe ben ik hier terechtgekomen? 'Zij is er,' zegt de man in het bed naast me alsof hij mijn gedachten leest.

Enkele dagen later is het infuus verwijderd. Ik maak excursies in het ziekenzaaltje. Een Nederlandse arts, een stevige vrouw op gymschoenen en in een gebloemde soepjurk, verschijnt aan mijn ziekbed nadat ze de buurman heeft toegesproken. Ze neemt de tijd voor haar patiënten en maakt een capabele indruk.

'Jij bent een heel eind opgeknapt. Malaria tropica. Dat vreet aan je, tast weefsels aan,' zegt ze. 'Daar waren we onze evolutiebioloog bijna kwijtgeweest. Jij werkt toch aan evolutieproblemen? Ik heb het altijd een primitieve gedachte gevonden, die evolutietheorie... De giraffen kregen lange nekken doordat alleen de exemplaren met de langste nekken bij de hoogste bladeren konden komen. Dat beweren jullie toch?'

'Darwin heeft over het ontstaan van de giraf geschreven om "zijn leer van afkomst met langzame wijziging door natuurlijke teeltkeus" mee te illustreren,' antwoord ik.

> *De giraffe is door zijn hooge gestalte, zijn langen hals, lange voorpooten, kop en tong, zeer geschikt om bladeren van de hoogste takken der boomen te plukken. Hij kan dus voedsel bekomen, 't welk niet bereikbaar is voor de andere hoefdieren,*

*die de zelfde landstreek bewonen, en dit moet in tijden van schaarste een groot voordeel voor hem zijn (...)*
*Zoo zullen in de natuurstaat, toen de giraffe ontstond, die individu's welke bij de hoogste bladeren konden komen en in tijden van hongersnood in staat waren zelfs maar eenige centimeters hooger te reiken dan de andere, dikwijls bewaard zijn gebleven, want zij zullen bij het zoeken van voedsel de geheele streek hebben doorkruist. Dat de individu's van eene en de zelfde soort dikwijls eenigermate in de betrekkelijke lengte van al hun deelen verschillen, blijkt uit vele werken over natuurlijke historie, waarin zorgvuldige metingen worden medegedeeld. Deze geringe verschillen in proporties, welke gevolgen van de wetten van den groei en der veranderlijkheid zijn, zijn voor de meeste soorten niet van het minste nut of betekenis. Maar bij den giraffe zal dit gedurende zijn wordingsproces wegens zijn waarschijnlijke levenswijze anders zijn geweest; want die dieren, bij welk een gedeelte of verschillende gedeelten van hun lichaam iets langer waren dan gewoonlijk, zullen over het algemeen in leven zijn gebleven. Deze zullen zich gekruist en nakomelingen hebben achtergelaten, welke of de zelfde lichamelijke eigenaardigheden of de neiging erfden om weder op de zelfde manier te variëren, terwijl individu 's, die in dit opzicht minder waren begunstigd, de meeste kans hadden om uit te sterven. Wij zien hier, dat het niet nodig is, enkele paren van de andere te scheiden, gelijk de mensch doet als hij kunstmatig een ras veredelt; de natuurlijke teeltkeus zal alle voortreffelijke individu's bewaren en daardoor afscheiden, hun veroorloven zich rijkelijk voort te planten en alle minder geschikte individu's doen ondergaan. Houdt dat proces, dat volkomen overeenstemt met wat ik bij den mensch onbewuste teeltkeus heb genoemd, langen tijd aan, dan schijnt het mij bijna zeker te zijn, dat een gewoon hoefdier in een giraffe kan worden veranderd*.[31]

Er is nog altijd geen betere verklaring voor het ontstaan van de lange giraffenek dan Darwin gaf.[32] Neo-darwinistisch gezien komt de leer op het volgende neer: dieren die zich seksueel voortplanten, produceren bijna altijd meer dan twee nakomelingen per

paar, sommige zelfs miljoenen. Maar ondanks de produktie van meer dan twee jongen per paar schommelen de dichtheden van soorten gewoonlijk om een bepaalde evenwichtswaarde. De verklaring hiervoor is dat veel dieren sterven voordat ze zelf tot voortplanting komen. Het idee is dat die slachtoffers niet willekeurig vallen. Door natuurlijke selectie worden varianten die relatief slecht zijn aangepast aan de omstandigheden, uitgeschakeld. Als de eigenschappen die verantwoordelijk waren voor de betrekkelijke aangepastheid van de overblijvende varianten overerven, zullen de nakomelingen ze ook bezitten en op die manier verandert het genenreservoir van een populatie of soort. Zolang de omgeving niet verandert, raakt de populatie steeds beter aangepast aan de omstandigheden.

De arts wenkt een broeder die passeert met een karretje, en vraagt hem of er nog verband in het ziekenhuis is. Ze verontschuldigt zich tegen mij voor de onderbreking. Ik volg haar blik en zie de paarse schijnbloemen van de bougainvillestruik op de wasplaats. Weer natuurlijke selectie. Bladeren die een aantrekkelijke kleur kregen om bestuivers te lokken. Een omvangrijke vrouw, gehuld in kleurige omslagdoeken, loopt neuriënd voor de struik langs.

'Het principe is verrassend eenvoudig, maar een eenvoudig principe is iets anders dan een primitieve gedachte,' besluit ik triomfantelijk, in de veronderstelling haar overtuigd te hebben.

'Ik ben niet onder de indruk,' antwoordt de arts op bokkige toon, 'wie weet kregen de giraffen lange nekken omdat ze anders niet meer bij het schaarse water konden in poeltjes waar leeuwen op de loer lagen. Ze moesten wel lange nekken krijgen om voorbij hun lange poten te komen, en lange poten kregen ze doordat alleen de giraffen met de langste poten de leeuwen van zich af wisten te schudden. Nee, een grappig intellectueel spelletje, dat darwinisme, maar fantaseren kan ik zelf ook.'

Vanwaar de scepsis van deze arts? Ik bespeur een zekere weerzin om natuurlijke selectie te aanvaarden als belangrijkste evolutionaire kracht. Het valt niet te ontkennen dat er op grote schaal evolutionaire modellen zijn verzonnen die ongetoetst bleven, maar er is langzamerhand een respectabel aantal experimentele demonstraties van het belang van natuurlijke selectie voor evolutie.[33] On-

der andere bij insekten, vissen, vogels, reptielen en zoogdieren, inclusief de mens.

‘De hypothese van evolutie door natuurlijke selectie is letterlijk te mooi om waar te zijn,’ gaat de arts verder. ‘Er moet nog iets anders zijn. Ik kan niet geloven dat zo'n simpel mechanisme verantwoordelijk is voor de complexiteit van de natuur. Hoe kan zoiets eenvoudigs, zoiets ingewikkelds afleveren als een mens?’

‘Dat klinkt negentiende-eeuws. Sta ik oog in oog met iemand die nog altijd geen aap wil zijn? Wat ziet ge mij half tartend aan? Gij ruigbehaarde baviaan! Die met uw kromgebogen rug dáár springt en klautert wondervlug...’ zeg ik.[34]

Maar de arts ontkent mijn aantijging: ‘Je begrijpt me verkeerd. Evolutie is een feit. Daar twijfel ik niet aan. Alleen het mechanisme. Dat eeuwige oprekken van die giraffenek verveelt me. Geef me experimenteel bewijs dat natuurlijke selectie de belangrijkste evolutionaire kracht is.’

Ik sta op het punt los te barsten over een van de mooiste voorbeelden die ik ken: de links- en rechtsbekkigheid van schubbeneters in het Tanganyikameer, maar ik aarzel en peil de uitdrukking op haar gezicht. Misschien kan ik beter komen met andere klassieke voorbeelden dan de giraffenek: afweer tegen malaria, mimicry van kleur- en vlekkenpatronen op vlindervleugels of afschrikwekkende oogvlekken.

De arts moet verder. Naar een vrouw wier schedel bewerkt werd met de *panga*, een kapmes. Niet in het wilde weg, nee, met rituele slag. Eén rechts, één averechts.

Ik laat mezelf achterover in bed vallen en denk over de radiatie van furu. Het uitwaaieren van de soorten in talloze richtingen die betrekking hebben op het verkrijgen en verwerken van voedsel. De modderhappers, algenschrapers, bladhakkers, slakkenkrakers, slakkenwrikkers, planktonzuigers, insektenpikkers, garnaleneters, parasieteneters, schubbeneters, viseters en pedofagen. Een radiatie in een gesloten wereld, waarvan nauwelijks voorstelbaar is dat die niet adaptief zou zijn. Aanpassingen die door de werking van natuurlijke selectie zijn ontstaan. Maar toegegeven, het is een van de taken waar biologen voor staan: het toetsen van de aanpassingswaarde van de vormverschillen tussen soorten door middel van experimenteel onderzoek. Dat de vormverschillen in de koppen van

verschillende furusoorten ontstaan zijn door natuurlijke selectie is gemakkelijk gezegd, maar lastig aan te tonen.

Een van de vele honderden soorten muilbroeders in het Victoriameer is H. welcommei. Individuen van deze soort zijn in het bezit van een vreemd gevormde bek, waarin zich vele rijen tanden achter elkaar bevinden. Tezamen vormen deze tanden een efficiënte rasp. Dat de soort raspend aan voedsel komt, werd waarschijnlijk door het bekijken van maaginhouden. De magen zaten boordevol visschubben. Dit suggereert dat er een relatie is tussen een aantal vormkenmerken van de bek (de rasp) en een functie (het schrapen van schubben). Mogelijk kunnen deze vormkenmerken (in casu de specifieke vorm van de rasp) verklaard worden uit de functie (de eis die het milieu aan deze vissen stelt, namelijk schubben schrapen). Maar voorlopig is er geen relatie vastgesteld. Er is alleen een correlatie opgespoord tussen zekere vormkenmerken van de bek en een activitieit die voor de handhaving van het individu belangrijk is: schubben schrapen. De aanpassingswaarde van de vormkenmerken van de bek die betrekking hebben op het schubbenschrapen, is niet aangetoond.

Een gedachtenexperiment: een klein aantal vissen heeft de voedselbron ‘schubben’ aangeboord en leeft uitsluitend daarvan. Ooit waren het dieren die af en toe schubben aten, nu zijn het gespecialiseerde schubbeneters geworden. Van belang is hier niet hun absolute, maar hun relatieve aantal: het aantal schubbeneters ten opzichte van het totale aantal potentiële slachtoffers. Laten we aannemen dat na het aanboren van deze nieuwe voedselbron het aantal schubbeneters aanvankelijk stijgt ten opzichte van het aantal slachtoffers, doordat er vooralsnog schubben in overvloed zijn. Maar deze overvloed is begrensd, op een zeker moment zal er schaarste aan schubben ontstaan. Wanneer de schubbeneters werkelijk specialisten zijn geworden, die niet straffeloos kunnen overschakelen op ander voedsel, zal er concurrentie ontstaan, concurrentie om schubben tussen soortgenoten. Verwacht kan worden dat efficiënte schubbeneters, bijvoorbeeld exemplaren die per tijdseenheid een maximaal aantal schubben weten te vergaren, in het voordeel zijn boven minder handige dieren. Waarschijnlijk zullen deze handige en daardoor betrekkelijk goed gevoede schrapers meer nakomelingen achterlaten dan exemplaren die in slech-

tere conditie verkeren. Als de aanleg voor het efficiënte schrapen erfelijk is, zal de efficiëntie waarmee geschraapt wordt ook in de populatie toenemen. Gegeven de beperkingen die de bouw van de dieren stelt, zal het op zeker moment niet mogelijk zijn de efficiëntie van het schrapen verder op te voeren. Een evolutionair eindstadium. Een populatie van optimaal aangepaste schubbeneters. Van concurrenten die zeer aan elkaar gewaagd zijn. Er zijn verschillende voorbeelden van furusoorten waarbij het foerageergedrag geoptimaliseerd is.[35] Maar is het werkelijk een eindstadium? Of zou het toch mogelijk zijn de efficiëntie van het schrapen verder te vervolmaken?

## Links- en rechtshandigheid

Het Tanganyikameer is veel ouder dan het Victoriameer. Dit zou kunnen verklaren waarom er in het Victoriameer maar één schubbenschrapende soort voorkomt, terwijl er uit het Tanganyikameer zeven soorten, alle behorend tot het geslacht Perissodus, bekend zijn die op deze manier aan voedsel komen. De schubbeneters uit het Tanganyikameer hebben een eigenaardigheid die H. welcommei uit het Victoriameer mist: de ophanging van de kaak aan het wangbeen (suspensorium) vertoont asymmetrie, waardoor de bek van deze vissen hetzij naar links hetzij naar rechts gekromd is.

Michio Hori keek jarenlang naar de meest algemene schubbeneter in de oeverzone van het meer, P. microlepis *Boulenger*.[36] Deze soort benadert zijn prooi van achteren, valt aan en raspt verscheidene schubben van de flank van zijn prooi. Hori deed experimenten onder water waarbij hij de schubbenschrapers prooien aanbood. Hij zag dat ‘rechtshandige’, eigenlijk rechtsbekkige, vissen steeds de linkerflank van prooivissen aanvielen en ‘linkshandige’ vissen de rechterflank. Ook bekeek hij maaginhouden. Een schub is door zijn structuur meestal identificeerbaar als afkomstig van een linker-, dan wel rechterflank van een slachtoffer. De maaginhouden bevestigden de gedragswaarnemingen: rechtshandige vissen hadden schubben van linkerflanken in hun maag, linkshandige vissen schubben van rechterflanken.

De asymmetrische bouw van de bek verbetert de greep van de schraper op de flank van het slachtoffer, mits de linkshandige

schraper rechterflanken aanvalt en de rechtshandige schraper linkerflanken. Vermoedelijk is de eis die het milieu aan de symmetrisch gebouwde H. welcommei uit het Victoriameer stelde, namelijk het schrapen van schubben, in het Tanganyikameer ooit net zo algemeen geweest, totdat er een premie kwam te staan op links- dan wel rechtshandigheid. Er moet een moment zijn gekomen dat zowel links- als rechtshandige individuen in het voordeel waren boven niet-gespecialiseerde schubbenschrapers. De eisen die het milieu stelde waren dwingender geworden. Jonge schubbeneters voeden zich de eerste tijd niet met schubben, maar met plankton. Toch kon ook bij jonge visjes al worden vastgesteld of ze links- dan wel rechtshandig waren. Een sterke aanwijzing dat de vorm van 'handigheid' erfelijk is.

Uit kruisingsproeven bleek dat 'handigheid' overerft via een eenvoudig mendeliaans systeem (een gen met twee mogelijke expressietoestanden, waarbij rechtshandigheid dominant was over linkshandigheid). Slachtoffers waren over het algemeen alert op schubbeneters. Maar een klein deel (twintig procent) van de aanvallen was succesvol. Dit is een belangrijk punt. Aangezien 'handigheid' erfelijk is, kan worden verwacht dat er evenveel links- als rechtshandige vissen rondzwemmen. Hoezo evenveel? Tengevolge van een verschijnsel dat frequentie-afhankelijke natuurlijke selectie wordt genoemd. Zijn rechtshandige schrapers in de meerderheid, dan zullen de slachtoffers bedacht zijn op aanvallen op de linkerflank. Bij een meerderheid van linkshandige schrapers zullen prooivissen vooral aanvallen op de rechterflank verwachten. Zijn rechtshandigen in de meerderheid, dan zullen aanvallen op de rechterflank door de relatief zeldzame linkshandigen een verhoogde kans op succes hebben. Het idee is dat deze verhoogde kans op schraapsucces een gunstig effect zal hebben op het voortplantingssucces, waardoor de aantallen linkshandigen zullen stijgen. Naarmate hun aantal stijgt zullen de slachtoffers steeds beduchter worden voor aanvallen op de rechterflank. Dit frequentie-afhankelijke mechanisme zou het voortbestaan van links- en rechtshandige vissen kunnen verklaren. Een geval van uitgebalanceerde veelvormigheid.

Hori vond dat de verhouding tussen links- en rechtshandigen gedurende een periode van elf jaar schommelde rondom de waar-

de 1 op 1 en daar nooit sterk van afweek. Een schubbenschraper laat zijn sporen na. Het slachtoffer houdt op de plaats van een uitgerukte schub lange tijd een litteken. Waren linkshandigen in de populatie in de meerderheid, dan was het aantal littekens op linkerflanken, relatief ten opzichte van het aantal predatoren, groter dan op rechterflanken. Tijdens deze perioden waren de slachtoffers minder bedacht op aanvallen op de linkerflank. Waren de rechtshandigen in de meerderheid, dan gold het omgekeerde. Hori vond bovendien aanwijzingen dat rechtshandigen meer voortplantingssucces hadden tijdens perioden dat linkshandigen in de meerderheid waren en omgekeerd. Het is onwaarschijnlijk dat er aan links- of rechtshandigheid een intrinsiek voordeel verbonden zou zijn. Dit betekent dat het voorkomen in gelijke aantallen van links- en rechtshandigen waarschijnlijk gehandhaafd blijft door frequentie-afhankelijke natuurlijke selectie.

Het voorbeeld laat zien hoe nauw vorm en functie kunnen samenhangen. Het verschil in bekvorm tussen links- en rehtschandigen kan worden verklaard uit de verschillende functies, rechterrespectievelijk linkerflankenschrapen, die links- en rechtschandigen uitvoeren. Ook de vormverschillen tussen de verschillende trofische typen in het Victoriameer zijn vermoedelijk door natuurlijke selectie ontstaan, maar voorbeelden die zo diepgaand zijn bekeken als de handigheid van schubbeneters, zijn er nog niet.

‘Linkshandigheid...’ begon ik zodra de arts binnen gehoorsafstand kwam, maar weg was ze weer, de zaal uit. In fragmenten kwam het evangelie over het ontstaan van ‘handigheid’ uiteindelijk tot haar. Ze had er tenslotte zelf om gevraagd, maar was ze overtuigd?

‘Laat de natuurlijke selectie belangrijk zijn geweest voor het ontstaan van de verscheidenheid aan vormen van die visjes, dat is nog wel iets anders dan zoiets ingewikkelds als menselijke eigenschappen. Jullie biologen maken die overstap te gemakkelijk. Van dier naar mens. Van handigheid naar religie. Van in leven blijven naar kunst maken. Mensen zijn cultuurdieren. Snelle culturele evolutie is toch veel invloedrijker, dan dat trage gemodder met de genen? Maar laten we het simpel houden: noem me een voorbeeld van de invloed van natuurlijke selectie op de evolutie van de mens.’

En weg was ze weer. Voordat ze het zaaltje uitliep, keerde ze haar hoofd in mijn richting, hief haar rechterhand en zei lachend: ‘Bewijs.’

Het beste bewijs ben ikzelf, overwoog ik. De invloed van natuurlijke selectie op mensen is door medisch ingrijpen sterk teruggedrongen, maar als ik afweer tegen malaria had gehad, dan had ik hier niet gelegen.

Evolutie draait altijd om verschuivingen van genfrequenties in populaties: een toename van de frequentie waarmee de genen voorkomen die de giraf zijn lange nek bezorgen, terwijl de genen die de giraf zouden opzadelen met een onbruikbaar kort nekje zeldzaam worden; het evolueren naar een verhouding van 1 op 1 van links- of rechtshandige schubbenraspende visjes; toename, in streken met malaria, van een gen dat fatale bloedarmoede kan veroorzaken wanneer een mens het van beide ouders erft, maar dat in een enkele dosis bescherming geeft tegen malaria. Het zeldzaam worden en ten slotte verdwijnen van datzelfde gen in gebieden zonder malaria. Altijd speelt biologische evolutie zich af op populatieniveau. Moet ik een tropenarts gaan vertellen over sikkelcelanemie? Een tot voor kort fatale ziekte die ze voortdurend onder ogen krijgt. Nee, natuurlijk niet. Maar het is wel merkwaardig dat veel artsen zich er niet bewust van zijn dat het voortbestaan van het gen voor sikkelcellen een van de sterkste voorbeelden is van het effect van natuurlijke selectie op de evolutie van de mens.

Sikkelcelanemie

> Lijders aan sikkelcelanemie bereikten tot voor kort zelden de geslachtsrijpe leeftijd en toch verdwijnt het gen dat verantwoordelijk is voor deze dodelijke ziekte niet razendsnel uit de populatie. Hoe is dat mogelijk? Chromosomen bestaan, zoals gezegd, uit dubbelstrengs DNA. Elk van beide strengen is opgebouwd uit achter elkaar liggende basen, de nucleotiden, die metaforisch genetische letters worden genoemd. Drie opeenvolgende genetische letters bepalen welk van de in totaal twintig aminozuren gebruikt zal worden als bouwsteen voor een bepaald eiwit. Een voorbeeld van een uit vele aminozuren geassembleerd eiwit is hemoglobine, dat een belangrijke rol speelt bij het transport van zuurstof in het bloed en een sleutelrol speelt bij de veroorzaking van sikkelcelanemie. De biochemicus Lubert Stryer gaf een uitge-

breide beschrijving van deze ziekte die hier is samengevat.
In 1904 ontdekte Herrick, een huisarts te Chicago, een afwijkend bloedbeeld bij een zwarte patiënt. Herrick schreef: 'De vorm van de rode bloedcellen was onregelmatig, maar vooral opvallend was het grote aantal langwerpige, sikkelvormige cellen...' De patiënt leed aan ernstige anemie (bloedarmoede). Niet lang na de publikatie van Herricks beschrijving werden er meer Afro-Amerikanen ontdekt die leden aan sikkelcelanemie, zoals de ziekte werd genoemd. In de loop van deze eeuw is de achtergrond van de ziekte stukje bij beetje bekend geworden. Sikkelcelanemie is een moleculaire ziekte die genetisch wordt overgedragen. Patiënten met sikkelcelanemie erfden een afwijkend gen dat betrokken is bij de codering voor hemoglobine in dubbele dosis, dat wil zeggen van beide ouders (homozygotie). De normale hemoglobine in de rode bloedlichaampjes van de mens heet hemoglobine A (Hb A). Patiënten met sikkelcelanemie bezitten geen Hb A, maar een afwijkend hemoglobine, Hb S. Hb S verschilt van Hb A in maar één aminozuur. De specifieke chemische eigenschappen van dat ene aminozuur zijn verantwoordelijk voor een groot verschil in oplosbaarheid. Wanneer het zuurstofgehalte in het bloed laag wordt, heeft het slecht oplosbare Hb S de neiging een vezelig neerslag te vormen. Daardoor vervormen de rode bloedcellen en krijgen ze hun kenmerkende sikkelvorm. Voortgestuwd door het hart snellen bloedcellen in razende vaart door de bloedvaten. Dat gaat ronde bloedcellen goed af, maar sikkelvormige blijven vaak steken in kleine bloedvaten, zodat de circulatie wordt verstoord. Lijders aan sikkelcelanemie lopen daardoor vaak beschadigingen op aan organen zoals de nieren. Bovendien zijn sikkelcellen kwetsbaar. Ze gaan meestal minder lang mee dan normale rode bloedcellen.

Nakomelingen die het afwijkende gen dat verantwoordelijk is voor sikkelcelanemie, van een van beide ouders erfden, maar het normale gen van de andere ouder meekregen (heterozygotie), zijn weliswaar drager van de ziekte, maar ze hebben er meestal geen last van. Alleen onder bijzondere omstandigheden, zoals bij het beklimmen van een hoge berg, kunnen ze zich onwel gaan voelen. Maar een fractie (één procent) van de rode bloedcellen van heterozygoten voor sikkelcelanemie is sikkelvormig, terwijl dat percentage schommelt rond de vijftig procent bij homozygoten.

Terwijl de homozygoten alleen het Hb S bezitten, komen in het bloed van heterozygoten beide hemoglobines (A en S) in ongeveer gelijke hoeveelheden voor. Het voorbeeld laat zien hoe verstrekkend de gevolgen kunnen zijn van één enkele mutatie in één enkel gen.[37]
Maar het is me er niet om te doen de ontdekkingsgeschiedenis van een moleculaire ziekte te beschrijven. In verband met de menselijke evolutie is het van belang dat de frequentie van het gen dat uiteindelijk verantwoordelijk is voor het ontstaan van sikkelcellen, in sommige delen van Afrika kan oplopen tot veertig procent van de bevolking. Hoe is dat mogelijk? Een gen dat verantwoordelijk is voor een dodelijke ziekte die slachtoffers

jong treft, zou door de werking van natuurlijke selectie razendsnel uit de populatie moeten verdwijnen. Alleen wanneer de heterozygoten voor sikkelcelanemie gemiddeld meer nakomelingen krijgen dan zowel de homozygoten voor sikkelcelanemie als de normale homozygoten, zou de hoge frequentie van het gen voor sikkelcelanemie verklaarbaar zijn.
De oplossing werd gevonden door Antony Allison. Hij ontdekte dat mensen die een sikkelcelgen van de ene ouder, maar een normaal gen van de andere ouder erfden (heterozygotie) aanzienlijk minder kans lopen malaria tropica, de meest levensbedreigende vorm van malaria, te krijgen. Malaria tropica wordt veroorzaakt door een parasiet met een amoebe-achtig voorkomen (Plasmodium falciparum). Malariaparasieten vermeerderen zich in rode bloedlichaampjes, maar vooral in de normale vorm. Sikkelcellen blijven meestal gespaard doordat ze een minder goed milieu vormen voor de vermeerdering van de parasiet. Sterke natuurlijke selectie ten gunste van heterozygoten is de oorzaak van het voortbestaan van het gen voor sikkelcelanemie, een klassiek voorbeeld van uitgebalanceerde polymorfie.

In de Verenigde Staten is de frequentie van het gen voor sikkelcelanemie onder leden van de Afro-Amerikaanse bevolking zeer veel lager (acht procent) dan bij de Afrikanen uit de gebieden waar de Afro-Amerikanen oorspronkelijk vandaan kwamen. Deze daling is het gevolg van het wegvallen van de selectiedruk die heterozygoten voor sikkelcelanemie begunstigde: in de meeste staten van Noord-Amerika komt geen malaria voor.

## Missiepost

Enkele dagen later staat er een tanige, oude man naast mijn bed. Hij ziet eruit als een verwaaide rabbijn. Zijn gekrulde hoofdhaar is lang en spierwit, zijn baard grijs. Hij staat krom. Hij spreekt een brabbeltaal die nog het meest lijkt op Engels, gelardeerd met Swahiliwoorden. Maar aan zijn accent hoor ik direct dat hij Nederlander is. Wilfried is zijn naam, pater Wilfried. Hij woont in het huis van de missionarissen achter het ziekenhuis. Wilfried zegt verheugd te zijn dat hij me heeft gevonden. Ik vertel hem dat ik ook Nederlander ben, waarop hij antwoordt: ‘Nou dat is gemakkelijk, dan kunnen we Nederlands spreken. What's your job?’

‘Ecology of fish,’ zeg ik.

‘Very good,’ antwoordt pater Wilfried, ‘vis kunnen de mensen tenminste eten.’ Intussen betrekt zijn gezicht.

‘Is er iets?’ vraag ik.

‘Ach, het is onbelangrijk. Ik had gehoord dat je een vlinderspe-

cialist was. Dan had ik mijn vlinders kunnen laten zien.' Wilfried perst zijn lippen op elkaar en zegt: 'No problem, *basi*, basta.'

'Ik wil ze graag zien,' zeg ik. 'Hebt u mimetische vlinders? Ik interesseer me voor nabootsing. Dat blijven overtuigende voorbeelden van het effect dat natuurlijke selectie kan hebben. Ik kijk zelf naar de nepeieren op de vinnen van furu. Zijn ze u wel eens opgevallen? Een speciale vorm van mimicry.'

Wilfried pakt mijn arm vast en zegt: 'Kom langs.'

'*Hodi*, volk.' Ik klop op de houten deur van het lage gebouw waarin de missionarissen zijn gehuisvest. Een aap met zwart aangezicht en lichtgrijze vacht komt dreigend naar me toe gerend zover als het touw waaraan hij is vastgebonden, het hem toestaat. Dit moet Maria wel zijn, de aap waarover de pater sprak toen hij uitlegde waar het huis lag. Als Maria op me uitgekeken is en zich afwendt, wordt een hemelsblauw gekleurde balzak zichtbaar, waarin twee vervaarlijke testikels zijn geperst. Ik roep nogmaals '*hodi*' en krijg nu antwoord.

'Come in,' buldert een zware stem.

Ik open de deur. Een gezette Tanzaniaan stelt zich voor als pater Kibara en zegt: '*Karibu bwana*, welkom meneer, please, sit down.'

'Is Wilfried er?'

'I expect him any time,' zegt de pater. 'Would you like some coffee?' Hij schuift een thermoskan met water naar mij toe en reikt een blik poederkoffie aan.

'Are you British? O, I thought you were British. I have been in Britain. In Britain they ask you: Would you like tea or coffee?' They want you to take tea, but I like coffee, so I ask coffee: 'Coffee, if you don't mind. Then they ask you,' Kibara schiet in de lach: '"With sugar or without sugar?"'

Hij imiteert een keurig Oxford-accent, en geeft commentaar in zijn afgebeten Afro-Engels, 'But this is only the beginning: "With cream or without cream?"'

Kibara schudt nu van het lachen: '"Mild or hot?"'

De dikke pater zwaait heen en weer met zijn hoofd.

'All those questions *bwana* and then, in the end, you get a tiny little cup.'

Hij wijst een minuscuul kopje aan tussen duim en wijsvinger.

‘*Hapana*, no, those British with their odd customs.’

Kibara verontschuldigt zich en staat op. Hij biedt me nogmaals koffie aan en raadt me aan te wachten op Wilfried. Dit is de gemeenschappelijke ruimte van de missionarissen. Hier eten ze, rusten ze uit en ontvangen ze hun gasten. De inrichting is sober. Er staat een ijskast en een kookstelletje. Er is een kraan boven een gietijzeren wastafel. Naast de kraan staat een zilverkleurig vat, het waterfilter. De eettafel is samengesteld uit vier kleine tafels die zijn afgedekt met een stuk gebloemd plastic. Houten stoelen staan tegen de tafel aangeschoven. Aan een uiteinde van de rechthoekige ruimte is een nostalgisch hoekje ingericht: vier onooglijke fauteuils staan rondom een kleine Oisterwijkse tafel, waarop een kanten kleedje ligt. Aan de muur een boekenplank met anderhalve meter godsdienst, ingeklemd tussen twee stapels van het tijdschrift *Het Beste*. Boven de boeken hangt een kleurenfoto van de paus, ten voeten uit, geflankeerd door zwart-witportretten van Tanzaniaanse bisschoppen. De beeltenis van de paus zweeft boven een poster van een bewogen water, waaruit de geestelijk leider juist lijkt te zijn opgestegen. Twee tjalken komen met vol zeil aanzetten. Sneekweek. ‘Skûtsjesilen’ staat er onder de poster.

Uit een donkere gang komt een tengere Tanzaniaanse jongen met een stapel borden de kamer binnen en begint de tafel te dekken. Hij zwijgt en doet zijn werk zonder me aan te kijken. Pas als ik hem groet, knikt hij verlegen terug. ‘Waar pater Wilfried is?’ herhaalt hij mijn vraag. Hij kijkt alsof hij hem al in geen jaren heeft gezien en zegt: ‘Misschien bidt hij, misschien is hij ín de vlinders.’ De jongen draait zijn hoofd iets omhoog en sluit zijn ogen: ‘Hij komt eraan.’ Ik hoor niets, zie niets, voel niets, maar ineens staat hij voor ons.

‘Would you like more coffee?’ vraagt Wilfried, onderwijl naar de eettafel lopend. ‘You wanted to see the diaries?’

‘Nee, ik kwam voor uw vlinderverzameling.’

‘Oh. Dat is waar.’

‘Zijn er dagboeken?’ vraag ik.

‘Jazeker, het loopt vanaf het eerste begin. 1881, toen is de missie hier begonnen. De eerste delen zijn in het Frans geschreven. In de jaren vijftig zijn we gestopt met schrijven. Er werd door het thuis-

front geklaagd dat de toon te koloniaal was. Dan maar liever geen dagboek. Dat was gemakkelijker dan een andere toon.'

'Wanneer bent u hier gekomen?'

'Oh, lang geleden, in 1931. Toen had je nog veel Tanzanianen die voor de Duitsers hadden gevochten. Die mensen hadden het einde van de Eerste Wereldoorlog meegemaakt. Ze waren ontsteld geweest.'

Wilfried pakt de thermoskan en het blik poederkoffie en schuift ze uit elkaar. Knikkend naar kan en poederkoffie zegt hij: 'Had je hier een heuvel en daar een heuvel. Zij zaten op de ene heuvel met Duitse officieren en daar zaten de Engelsen en de Belgen. Tussen de heuvels in een vlakte. Schieten, zeiden de Duitsers. Ze schoten maar in het wilde weg.'

'Niet gericht?' vraag ik.

'Welnee, kon hun wat schelen op wie ze schoten: Engelsen, Belgen, allemaal zwervers.'

'Maar er vochten toch ook Afrikanen mee?'

Wilfried praat onverstoorbaar verder: 'Toen kwam het bevel op te houden met schieten. Een van de Duitse officieren liep de heuvel af, naar het midden van de vlakte. Hij droeg een stok met een witte lap eraan. Komt er vanaf die andere heuvel een Engels officier aanzetten, ook al met een witte lap aan een stok. Wat betekent dit, vroegen de Tanzanianen zich af. Maar het werd nog gekker. Ontmoeten die twee officieren elkaar midden op de vlakte en geven elkaar *de hand*. Beginnen *een gesprek*. Meer officieren begeven zich naar het midden van de vlakte. Er worden handen geschud, er wordt geanimeerd gesproken. Vragen de Duitsers sigaretten aan de Engelsen en de Belgen en krijgen ze. Rokend praten ze verder en dan komt het bericht. "De oorlog is afgelopen." De Duitsers hebben zich overgegeven. De Tanzanianen staan doodsangsten uit. Zullen ze worden afgeslacht, tot slaaf worden gemaakt? Welnee. Het is feest. Ze laten eten en drank aanrukken. Afrikanen die voor Duitsers, Engelsen of Belgen hebben gevochten, dansen de hele nacht door. Natuurlijk, maakte hun wat uit welke overheerser er kwam... Zullen we dan nu de vlinders in gaan? Je bent misschien benieuwd of zich *hopeful monsters* in mijn verzameling bevinden?'

Pater Wilfried kijkt me met indringende blik aan en staat op.

Ik volg zijn voorbeeld en antwoord: '*Natura non facit saltum*' ('de natuur maakt geen sprongen'), om aan te geven dat ik, met alle respect, de evolutiegedachte van mijn naamgenoot niet deel.

Wilfried fronst zijn wenkbrauwen en zegt: 'Een bekende naam in de vlinders hoor, Goldschmidt.'

Ik zucht: de hopeful monsters achtervolgen me tot in de binenlanden van Afrika.

De geneticus Richard Goldschmidt werkte aan vlinders (Lymantria dispar).[38] In 1940 publiceerde hij een boek, *The Material Basis of Evolution*, waarin hij zijn onorthodoxe visie op evolutie uiteenzette.* Wat beweerde deze tegendraadse man die zich door het vrijwel ontbreken van volgelingen niet uit het veld liet slaan? Goldschmidt meende aanwijzingen te hebben gevonden voor het bestaan van mutaties met een veel groter effect dan de neodarwinisten bereid waren voor een enkele mutatie te reserveren. Dergelijke macromutaties, en niet een opeenhoping van gunstige maar kleine mutaties, die verspreid over een lange periode opduiken, zouden de drijvende kracht zijn achter ingrijpende anatomische of fysiologische reorganisaties van organismen. Uit kruisingen van twee doorsnee-ouders zou als een volslagen verrassing bij tijd en wijle een nieuwe vorm te voorschijn kunnen komen. Deze macromutanten, de zogenaamde hopeful monsters waren dikwijls niet levensvatbaar of leden een kwijnend bestaan, maar af en toe zat er een tussen die voor het leven geknipt leek te zijn. Een nieuwe vorm of zelfs soort, zo ineens, van de ene generatie op de andere.

Over Goldschmidts macromutaties wonden de neodarwinisten zich hevig op. Hoe algemeen deze mutaties mogelijk ook waren binnen het hoofd van Goldschmidt, daarbuiten ware ze onvindbaar, meenden de neodarwinisten. En gesteld al dat zo'n veelbelovend monster werkelijk zou bestaan, met wie zou het zich geslachtelijk moeten verenigen om de genetische continuïteit van het monster te garanderen? Juist in de tijd dat Goldschmidt zijn boek publiceerde, schreven Mayr en Dobzhansky boeken waarin de darwiniaanse evolutietheorie en de genetica - mendelwetten en mutatietheorie - werden geïntegreerd. Tijdens het formuleren van deze nieuwe synthese boorden de neodarwinisten en passant het gedachtengoed van Goldschmidt met overgave de grond in. Goldschmidt was na langdurig onderzoek aan vlinders tot de overtuiging gekomen dat de mechanismen die verantwoordelijk zijn voor de genetische variatie bínnen een soort, niet dezelfde zijn als de mechanismen die de genetische verschillen tússen soorten veroorzaken. De

* Zie *Time Frames* van Niles Eldredge, waarin uitgebreider wordt ingegaan op het gedachtengoed van R. Goldschmidt. De feitelijke informatie over R. Goldschmidt werd grotendeels aan dit boek ontleend.

neodarwinisten wilden daar niets van weten. Welke intrinsieke verdienste het werk van Goldschmidt overigens ook gehad moge hebben, één verdienste had het in elk geval: door te formuleren hoe fundamenteel ze van mening verschilden met Goldschmidt, ontdekten de neodarwinisten van het eerste uur hoezeer ze het met zichzelf eens waren.

## Het vlinderkabinet

We zijn een smalle, donkere gang ingelopen. Het plafond is laag. Ik kan er net lopen zonder mijn hoofd te stoten. Er hangt een misselijk makende geur van verdelgingsmiddelen. Aan weerszijden van de gang bevinden zich de cellen van de geestelijken. Pater Wilfried blijft staan voor de laatste cel van de gang aan de noordzijde en zoekt in zijn sjofele grijze broek naar de sleutels van het vlinderkabinet. Het is beklemmend stil. Wilfried legt zijn vinger op zijn mond en excuseert zich fluisterend: ‘De sleutel van het kabinet is achtergebleven op de tafel in de gemeenschappelijke ruimte.’ Voordat hij verdwijnt in de donkere gang, kijkt de pater even over zijn schouder: ‘Ben zo terug.’

Op een stukje karton dat met punaises aan de muur is geprikt, staat de dagindeling van de geestelijken. Het schema is met de hand geschreven in stram schoonschrift. Angstvallig blijven de letters in de buurt van tevoren met liniaal getrokken potloodlijnen:

5.45 get up in silence
6.15 liturgical morning prayer
6.30 meditation
7.00 eucharistic celebration in chapel
7.30 breakfast
...

De pater komt terug en zegt: ‘Ik sta vaak een uurtje eerder op om nog even de vlinders in te kunnen,’ en hij gaat verder: ‘Ik trek me op aan Mendel. Je weet dat Mendel ook in een geloofsgemeenschap leefde? Als ik niet zo vergroeid was met deze plek, dan zou ik zijn klooster in Tsjecho-Slowakije vast hebben bezocht. De tuin waar hij zijn proeven met erwten deed, bestaat nog altijd.’

Wilfried ratelt alsof hij, na jaren van gedwongen zwijgen, eindelijk kans ziet te spreken over het zondige onderwerp dat hem wer-

kelijk bezighoudt. ‘Vertelde ik dat ik als bioloog begonnen ben? Ik gaf les. Dat is lang geleden hoor. Tegenwoordig mag ik alleen nog ziekenhuisadministratie doen. Verordeningen uit Rome.’ De pater komt zo dicht bij me staan dat ik het niet verdragen kan en een stap achteruit doe. Hij bewaart niet de kritieke afstand die zwervers past, maar is in dit opzicht Afrikaan geworden. Het treft me dat ik Afrikanen die zo dichtbij komen wel kan verdragen, maar niet deze zwerver die zich Afrikaans gedraagt. Intussen fluistert Wilfried onafgebroken verder: ‘Ik heb géén moeite met de evolutietheorie. Ik voel me hier *a wolf in sheep's clothing*. Hoe zeg je dat in het Nederlands?’

We gaan het kabinet binnen. Het is schemerig. Er hangt een penetrante kamferlucht. Ik word duizelig en onderdruk braakneigingen. Weer die walgelijke kininesmaak. Ik haal diep adem door mijn mond om zo min mogelijk te hoeven ruiken. In het kabinet is nauwelijks ruimte om te staan. Tegen de wanden en voor het raam staan kasten met smalle laden. Midden in de kamer hangt een motorfiets, een oude BMW, in houten blokken. De wielen liggen los op de grond. Achter me het gonzende stemgeluid van Wilfried: ‘Levende vlinders beschermen tegen de dood, dode tegen het leven. Hoe doet u dat met uw vissen?’

Wilfried strijkt een lucifer af. De gloeiende zwavelkop laat los van het houtje en vliegt rakelings langs mijn gezicht. De volgende twee lucifers weigeren te ontbranden, maar de vierde vlamt hoog op. Wilfried overhandigt me verstrooid zijn eigen lucifers en ontsteekt een gaslamp. Op het doosje staat een afbeelding van een olifant en het Swahiliwoord ‘*tembo*’. Säkerhets tändstickor. Had ik die maar hier. Nog enkele jaren en dan houd ik deo volente het doosje met de zwaluw weer in mijn handen.

Wilfried sluit de deur en trekt een van de honderden laden open. Op iets luidere toon nu zegt hij: ‘Het is snel gegaan, niet?’ Ik kijk hem vragend aan. ‘Nog aan het einde van de achttiende eeuw verscheen er een academische verhandeling over de vraag welke taal God in het paradijs sprak met de eerste mensen. Eind achttiende eeuw. Dat is voor mij gisteren. Zelfs toen ik hier kwam in 1931, geloofden enkele missionarissen nog dat alle soorten binnen die ene week door God geschapen werden. Alle soorten zouden even oud zijn en onveranderd zijn gebleven, sinds de schep-

ping, zesduizend jaar geleden.'

Wilfried gaat op zijn tenen staan en zet de gaslamp op een van de ladekasten. 'Idealisme in platonische zin was niet ongewoon in onze kringen. Individuele varianten van een bepaalde soort werden gezien als gebrekkige, aardse afspeigelingen van het ideale individu van de soort. Wat? *Basi*, basta.' Wilfried groeit. Als een veldheer staat hij met holle rug, de handen in de zij geplant, voor zijn opgeprikte vlinders. Te stuiten is hij al lang niet meer. Hij dendert verder: 'Met andere woorden, de individuele variatie werd van elke betekenis beroofd...' De pater toont een lade waarin zich tientallen vlinders van een zelfde soort bevinden en stuurt zijn wijsvinger langzaam zigzaggend de rijen langs. 'Maar ik hoef u natuurlijk niets te vertellen. U is vakman.'

'Precies,' zeg ik. 'Darwin doorbrak het sjabloondenken. Dat is een grote verdienste geweest.'

Wilfried zoekt in een bak met systeemkaarten. Ik krijg niet de indruk dat hij naar me luistert: 'Ik wil je graag iets laten zien,' zegt hij, 'maar *storage* en *retrieval* is nooit mijn sterkste kant geweest. Blijf je nog even?' De pater blader koortsachtig in zijn systeem, met korte tussenpozen aan zijn rechterwijsvinger likkend. Dan begint hij weer te praten: 'Nabootsing, nieuwe gevallen van mimicry. Daar ben ik naar op zoek. Batesiaanse nabootsers. Dat interesseert jou toch ook?'

'Zeker,' zeg ik. 'Ik heb belangstelling voor evolutionaire principes, niet speciaal voor visjes.'

Het is enkele ogenblikken stil...

'Dus als ik het goed begrijp, dan zoekt de wolf in schaapskleren schapen in wolfskleren?' zeg ik en geef er een referentie bij: 'Rothschild 1972. Kent u dat artikel?'[39]

Wilfried kijkt me aanvankelijk bevreemd aan, dan peinzend en ten slotte met een uitdrukking waaruit zowel ongeloof als hoop spreekt: 'Papilio dardanus?' vraagt hij aarzelend.

'Papilio dardanus dardanus,' antwoord ik zonder aarzeling.

'Polytrophus,' gaat Wilfried gedreven verder.

'Tibullus,' zeg ik, terwijl ik mijn best doe geen spier te vertrekken.

'Cenea?' Wilfried kijkt me haast smekend aan terwijl hij de naam uitspreekt.

Ik schraap mijn keel, en spreek ten slotte het verlossende woord: ‘Meseres.’

‘Papilio dardanus meseres. Die vliegt hier,’ zegt Wilfried. De pater slaat prevelend zijn handen ineen en wiegt bij gebrek aan loopruimte heen en weer. Hij raakt mijn linkeronderarm aan met zijn vingertoppen, trekt zijn hand snel terug en mompelt: ‘*Basi*, basta.’ Als een bezetene trekt hij de ene na de andere lade open.

## Nabootsen en waarschuwen

Waar ik ook kijk in Oost-Afrika, op het land, in de lucht of onder water, voortdurend stuit ik op het belang van natuurlijke selectie. Ik raak steeds verder in de ban van Darwins evolutiegedachte en zie overal de sporen die natuurlijke selectie achterliet: furubekken berekend op het verwerken van specifiek voedsel, Afrikanen die veel beter bestand zijn tegen malaria dan ikzelf, mimetische vlinders en afschrikwekkende oogvlekken op vlindervleugels verborgen in een ladekast.

Bescherming verlenende mimicry wordt nog altijd gezien als een van de meest overtuigende voorbeelden van het belang van natuurlijke selectie.[40] Drie jaar na het verschijnen van Darwins *Origin of Species* publiceerde Bates zijn mimicrytheorie, die een verklaring gaf voor de treffende uiterlijke gelijkenis van een aantal niet-verwante vlindersoorten uit het Amazonegebied.

In het Batesiaanse model komen drie spelers voor. Het voorbeeld, een giftige of oneetbare vlindersoort met een opvallend kleur- en vlekkenpatroon. Een nabootser van het voorbeeld, een eetbare vlindersoort. En een roofvijand, in het door Bates beschreven geval insektenetende vogels. De nabootser heeft er belang bij in uiterlijke kenmerken zoals kleur- en vlekkenpatroon zo sterk op het giftig voorbeeld te lijken dat de roofvijand nabootser en voorbeeld niet uit elkaar kan houden. Het giftige voorbeeld heeft er daarentegen belang bij dat de rover het verschil wel ziet en discrimineert. Hier zijn de ingrediënten aanwezig voor een coëvolutionaire race.[41] Metaforisch gezien: een giftige vlindersoort probeert een eetbare nabootser van zich af te schudden door van uiterlijk te veranderen, telkens zodra de gelijkenis zo sterk wordt dat de roofvijand geen onderscheid meer maakt. In *Hedendaags feti-*

*sjisme* zegt Carry van Bruggen over de sociale distinctiedrift van mensen: ‘De meid draagt haar horloge om haar pols, Mevrouw speldt het op haar boezem, de meid speldt het op haar boezem, Mevrouw hangt het om haar hals, de meid hangt het om haar hals, Mevrouw draagt het weer om haar pols.’[42] Al gaat het bij mimicry niet om het verkrijgen en behouden van sociale status, de belangen van de mevrouw en het giftige voorbeeld dat niet minder dan een braakmiddel voor insektenetende vogels is, zijn tot op zekere hoogte analoog: ze willen opvallen en voor niemand anders worden gehouden dan zichzelf.

In het batesiaanse model speelt de roofvijand een sleutelrol.[43] Als er geen insektenetende vogels of andere roofvijanden in het spel zijn, heeft de nabootser er geen belang bij het giftige voorbeeld na te bootsen en zou er geen uiterlijke gelijkenis ontstaan, tenzij een enkele keer bij toeval. Voor het ontstaan van de uiterlijke overeenkomst tussen het giftige voorbeeld en de nabootser is de roofvijand essentieel. De vogel die op zoek is naar eetbare vlinders maakt een keuze. Hij selecteert uit het prooiaanbod welke individuen eraan gaan met voorbijgaan van andere. Hij vergelijkt en oordeelt. De vogel personifieert een selectiedruk.

Vlinders zijn oneetbaar wanneer ze als rups op giftige planten leefden, ervan aten en gifstoffen in hun lichaam opsloegen zonder daaraan zelf te bezwijken. Deze giftige vlinders zijn vaak opvallend gekleurd; volgels leren al jong ze te mijden. Nabootsers zijn vlindersoorten die als rups niet op giftige planten leefden, maar er wel giftig uitzien. Het zijn profiteurs.

Komen er in een bepaald gebied giftige vlinders voor maar geen nabootsers, dan leren vogels snel de giftige prooien te mijden. Het aantal slachtoffers dat overlijdt bij het instrueren van de insektenetende vogel blijft tot een minimum beperkt. Maar hoe groter het aantal eetbare nabootsers is, des te diffuser wordt het leerproces van de rover. De vogels worden regelmatig op het verkeerde been gezet. Ze raken in de war en maken meer slachtoffers voordat ze het kleur- en vlekkenpatroon op de vleugels van de oneetbare vlinders in verband brengen met een vieze smaak. Zo benadeelt de succesvolle batesiaanse nabootser niet alleen de giftige vlinders die hij nabootst, maar bovendien insektenetende vogels doordat die potentiële prooien ten onrechte zullen mijden.

Tegenstanders van de mimicrytheorie van Bates hebben, zelfs tot voor kort, aangevochten dat het ontstaan van uiterlijke gelijkenis tussen giftige en eetbare vlindersoorten toegeschreven moet worden aan natuurlijke selectie. De selectiedruk die vogels op vlinders uitoefenen, zou niet sterk genoeg zijn om een dergelijk effect teweeg te brengen.[44] Deze kritiek is onjuist gebleken. Monarchvlinders overwinteren in dichte kolonies. De vlinders zitten zo dicht tegen elkaar aan dat een uitgestrekte deken van kleur ontstaat. In zo'n kolonie van enkele tientallen miljoenen vlinders werd vastgesteld dat insektenetende vogelsoorten ongeveer negen procent van de overwinterende vlinders doodden: het bewijs dat vogels in principe een sterke predatiedruk op insektenpopulaties kunnen uitoefenen.

Een vergissing die een roofvijand fataal kan worden, is: zich nooit vergissen. Zich vergissen is misschien de enige manier om iets te ontdekken. De mimicryonderzoeker Huheey, die piekerde over het belang van de vergissing, wees op het volgende: door zich af en toe te vergrijpen aan een vlinder waarvan een insektenetende vogel verwácht dat hij giftig zal zijn, zou de vogel verschuivingen kunnen ontdekken in de verhouding waarin giftige en eetbare vlinders voorkomen. Insektenetende vogels en andere rovers, zouden zelfs genetisch geprogrammeerd kunnen zijn om zich toch vooral af en toe te vergissen. Nemen de eetbare vlinders ten opzichte van de giftige te sterk in aantal toe, dan is de kans groot dat jonge vogels het nagebootste kleur- en vlekkenpatroon nooit leren associëren met giftigheid. Bovendien zullen zich vergissende volwassen vogels dat verband steeds minder scherp zien. Het resultaat is dat de vogels geen prooien meer mijden. Hoe lang het duurt voordat een vogel zijn ervaring met een giftige prooi vergeten is, hangt van de kwaliteit van zijn geheugen af, maar ook van de onsmakelijkheid van de giftige vlinder en van de verhouding waarin eetbare en giftige vlinders voorkomen.

Batesiaanse mimicry is dus frequentie-afhankelijk. Stijgt het aantal eetbare vlinders te sterk ten opzichte van de vies smakende voorbeelden, dan profiteren de nabootsers niet langer van de bescherming die hun gelijkenis met het giftige voorbeeld ze verleent. Het mag eetbare vlinders die een giftige soort nabootsen niet te goed gaan, want dan gaat het fout. Altijd? Nee, niet altijd. Er be-

staat een ontsnappingsclausule waardoor een aanzienlijke stijging van het aantal nabootsers mogelijk wordt.

Batesiaanse nabootsers, eetbare vlinders, belasten soms meer dan één giftige soort met hun gelijkenis. Door verschillende giftige vlindersoorten na te bootsen kan het aantal eetbare nabootsers, met behoud van de effectiviteit van het mimicrysysteem, hoger worden dan wanneer er maar één giftige vlindersoort als voorbeeld zou worden misbruikt. De last der gelijkenis wordt gespreid. Een klassiek voorbeeld is het geval Papilio dardanus. De kleur- en vlekkenpatronen van de Papiliovrouwtjes verschillen van streek tot streek: er zijn ten minste negen rassen en elk ras wordt gekenmerkt door een eigen kleur- en vlekkenpatroon op de vleugels, dat correspondeert met het patroon in de vleugels van een giftig voorbeeld.[45]

Er bestaan ook mimicrysystemen bij de gratie van de oneetbaarheid of giftigheid van álle deelnemende soorten. Giftigheid ondubbelzinnig adverteren en zo het leerproces van een roofvijand vergemakkelijken, kan in het belang zijn van verschillende giftige soorten. Ze verenigen zich opdat de roofvijand zal generaliseren, onder één vlag die de boodschap ‘giftig’ symboliseert. Deze vorm van convergente evolutie, waarbij de kleur- en vlekkenpatronen van niet-verwante soorten steeds meer op elkaar gaan lijken, werd het eerst herkend door Müller en naar hem vernoemd. Zelfs een globale gelijkenis tussen de ene giftige soort en de andere kan convergente evolutie van uiterlijke kenmerken in gang zetten.

Anders dan bij mimicry van Bates worden bij Müllerse mimicry roofvijanden (bijvoorbeeld insektenetende vogels) niet bedrogen maar terecht gewaarschuwd. Müllerse mimicry is ook niet frequentie-afhankelijk; de effectiviteit van het systeem wordt niet minder wanneer een van de deelnemende soorten in aantal toeneemt. Is gelijkenis tussen verschillende soorten vlinders onmiskenbaar maar verre van volmaakt, dan is de kans groot dat de vlinders deel uitmaken van een Müllers mimicrysysteem. Müllerse mimicry werkt evolutie van eenvormigheid van kleur- en vlekkenpatronen in de hand, maar de mimesis wordt lang niet zo volmaakt als bij batesiaanse mimicry. Er ‘wordt gespeculeerd’ op het generaliserend vermogen van een roofvijand, terwijl de batesiaanse nabootser ‘moet opboksen’ tegen het onderscheidende vermo-

gen van een roofvijand. Alleen het laatste heeft evolutie van precieze mimicry tot gevolg.

Hoe evolueert uit een eetbaar, onopvallend of zelfs gecamoufleerd dier een giftig, opvallend dier? Wat komt eerst: giftigheid of opvallendheid?[46] Er zijn in grote lijnen drie modellen: in het eerste en klassieke model gaan de evolutie van opvallendheid en giftigheid hand in hand. Maar sinds kort wordt onderkend dat deze hypothese over evolutie van opvallendheid niet de enig denkbare is. Opvallende kleuren kunnen ook zijn ontstaan zonder dat de (on)eetbaarheid van de prooi daar iets mee te maken heeft. Eisen van seksuele aantrekkelijkheid of regulatie van lichaamstemperatuur (zwart om warmte te absorberen) bijvoorbeeld kunnen evolutie van opvallende kleur- en vlekkenpatronen in de hand werken. De giftigheid van opvallende prooien ontstaat volgens deze hypothese pas in tweede instantie. Roofvijanden kunnen leren om opvallend gekleurde, giftige prooien te vermijden. Dat is bekend van vogels, vissen, reptielen en zoogdieren. Maar dat een roofvijand zoiets kan leren is geen bewijs dat de opvallende kleuren van de giftige prooi ook zijn ontstáán met het oogmerk giftigheid te adverteren.

Volgens het derde model evolueert opvallendheid pas nadat giftigheid is ontstaan. Doordat het dier giftig is, kan het zich veroorloven op te vallen. Opvallendheid die geschraagd wordt door giftigheid.

## Oogvlekken

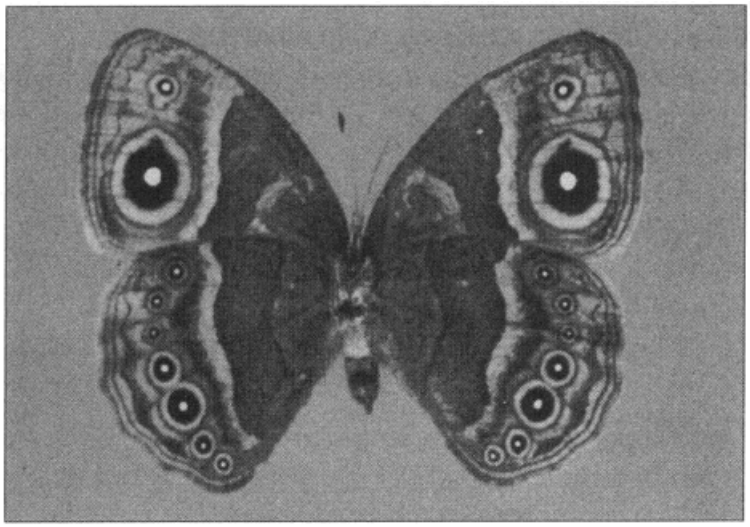
Afrikaanse vlinders van het geslacht Bicyclus[47] komen voor in streken waar natte seizoenen worden afgewisseld door droge. Ze zijn ook algemeen in de buurt van Mwanza. Vooral op het verwaarloosde begraafplaatsje voor zwervers zitten ze veel. Opeenvolgende generaties van deze vlinders krijgen te maken met radicaal verschillende leefomstandigheden: koel, nat en groen of heet, droog en bruin. Sommige vlindersoorten ontvluchten de langdurige droge periode door te vertrekken naar nattere streken, andere gaan over in een ruststadium. Bicyclus anynana ontvlucht de uitdrogende vegetatie noch in tijd, noch in ruimte. Wel verandert zijn uiterlijk sterk. Vlinders die geboren worden in het droge sei-

zoen hebben vleugels die er aan de onderkant egaal bruin uitzien. Tussen bruine, dode bladeren - de omgeving waarin de vlinders het grootste deel van het droge seizoen rustend doorbrengen met toegevouwen vleugels - vallen ze nauwelijks op. Een cryptische verschijningsvorm, die sterk contrasteert met het opvallende kleur- en vlekkenpatroon dat kenmerkend is voor de generatie die in het regenseizoen uitvliegt. De vlinders van het regenseizoen hebben opzichtige oogvlekken, die bestaan uit een wit centrum, omringd door twee concentrische cirkels, een binnenste zwarte en een goudkleurige daaromheen. In de regentijd zijn de vlinders actiever dan in het droge seizoen en rusten ze met korte tussenpozen op planten. De oogvlekken hebben, zolang de vlinders niet te lang op een zelfde plaats rusten, waarschijnlijk een afschrikwekkend effect op insekteneters.

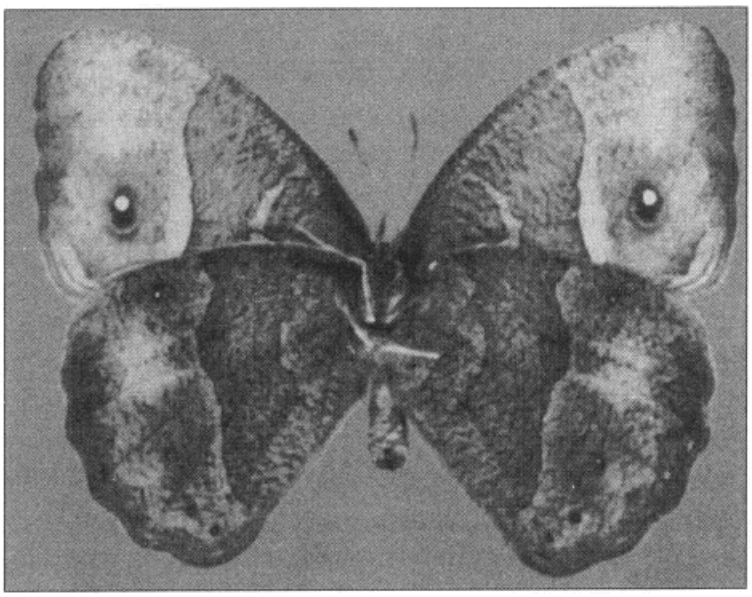
Vermoed werd dat de opvallende verschijningsvorm van het natte seizoen niet optimaal zou zijn in het droge seizoen, terwijl de cryptische verschijningsvorm van vlinders die in het droge seizoen leven, in het natte seizoen niet-cryptisch zou zijn (maar ook niet afschrikwekkend).

Deze hypothese is onlangs getest in Malawi. De velduitrusting bestond uit een vlindernet en twee viltstiften. De ene viltstift was gevuld met zwarte, de andere met bruine inkt, een kleur die wegviel op het bruin van de vleugels van de droge-tijdvorm. Nadat er honderden vlinders van de droge-tijdvorm waren gevangen, werden de vleugels van een deel van deze vlinders beschilderd met opvallende zwarte oogvlekken. Ter controle werd de rest van de vlinders beschilderd met bruine vlekken. Vervolgens werden de vlinders vrijgelaten. Na enige tijd werd uit terugvangsten bepaald welk gedeelte van de bruin- respectievelijk zwartbeschilderde vlinders was verdwenen. Dat waren vooral vlinders met zwarte vlekken, een sterke aanwijzing dat de droge-tijdvorm inderdaad cryptisch gekleurd is en dat deze crypsis het produkt is van natuurlijke selectie.

In een omgeving waarvan het aanzien sterk wisselt met de tijd van het jaar, is er een sterke selectiedruk om verschillende op het seizoen toegesneden verschijningsvormen te produceren. Het vermogen van een en hetzelfde genotype om als reactie op een verandering in de omgeving een andere verschijningsvorm (fenotype) te



*natte-tijdvorm*



*droge-tijdvorm*
*Fenotypische plasticiteit van de Malawische vlinder (Bicyclus anynana). De verschijningsvorm van opeenvolgende generaties verschilt sterk in de regentijd (boven) en het droge seizoen (onder).*
*(foto afd. Biologie, Rijksuniversiteit Leiden)*

produceren wordt ‘fenotypische plasticiteit’ genoemd.

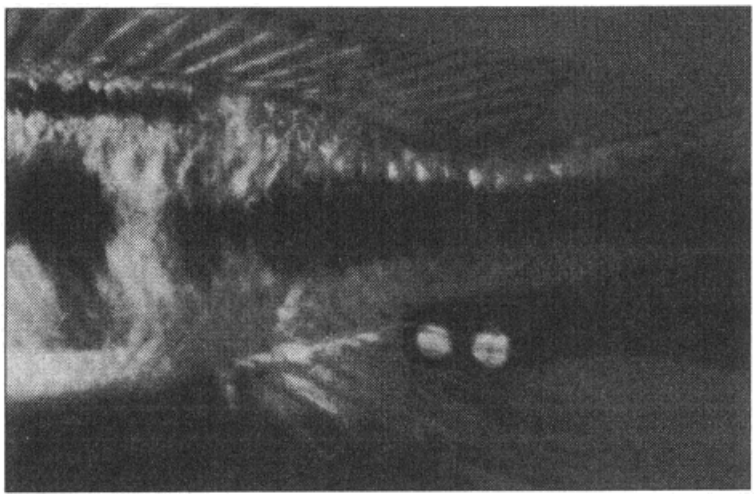
Het is vooral de omgevingstemperatuur waaraan het dier tijdens zijn vroege ontwikkeling wordt blootgesteld, die bepaalt welke verschijningsvorm van de vlinder (Bicyclus anynana) ontstaat. Camouflage en waarschuwingskleur zijn normaal gesproken twee extreme uitkomsten van natuurlijke selectie, maar verschillende generaties van deze Malawische vlinders kunnen afhankelijk van het seizoen over beide verschijningsvormen beschikken.

Tegenhanger van de oogvlek, die een afstotende werking heeft, is de eivlek. Zo afschrikwekkend als de oogvlek is, zo aantrekkelijk is de eivlek.

## Nee, dit is geen ei

Wie in het bezit was van een boot kon, zonder gevaar bilharzia op te lopen, gaan zwemmen bij een van de onbewoonde rotseilanden in de Mwanzagolf. Daar waren geen bilharziaparasieten.

Ooit was ik van plan geweest, snorkelend of duikend, te kijken naar het gedrag van furu, maar voor mijn doeleinden was het zicht te beperkt. Wie doodstil in het water bleef liggen kon af en toe wel een vis zien passeren, maar meestal schoten ze voorgoed weg in het drabbige water zodra ze aan het schrikken werden gemaakt. Toch



*Eivlekken op de aarsvin van een mannelijke furu. De nepeieren vertonen bij de meeste soorten een treffende gelijkenis met de eieren van furuvrouwtjes, tenminste voor het menselijk oog.*

was er wel iets te zien, iets vreemds zelfs: oplichtende gele vlekjes die pijlsnel door het water schoten, afbogen, verdwenen, weer te voorschijn kwamen, stilstonden en weer wegschoten. Hoe stiller ik bleef liggen, des te meer vlekjes er opdoemden uit het donkere water. Ik voelde me bekeken, omsingeld door vissen waarvan ik alleen gele vlekjes, de eivlekken, zag. Eivlekken geven een illusie van de werkelijkheid. Ze behoren tot het domein van de nabootsing, de mimesis. Ze bevinden zich op de aarsvin van de mannetjes. Wat hebben deze afbeeldingen van eieren daar te zoeken?

Bij geavanceerde muilbroeders, zoals de furu uit het Victoriameer, is de paarband tussen de partners verdwenen. Vrouwtjes verkeren bij voorkeur niet in het gezelschap van seksueel actieve mannetjes. Ze gaan alleen even langs om sperma te halen en blijven niet langer dan nodig.

Het mannetje verdedigt een gebied rondom een door hem schoongehouden nestkuil en probeert met zijn baltsdans vrouwelijke soortgenoten met rijpe eieren daarheen te lokken. Daartoe gaat het mannetje zodra hij een vrouwtje in de gaten krijgt, met afgewende kop voor haar staan. Met zijn uitgespreide en sidderende aarsvin naar haar toegewend, zodat de daarop afgebeelde nepeieren duidelijk worden geadverteerd: ‘volg mij’ is de boodschap van het mannetje. Dit is een belangrijke functie van de eivlekken: het aantrekken van vrouwtjes. Soms pendelt het mannetje een aantal malen op en neer tussen zijn nestkuil en het vrouwtje. Is het mannetje traag, dan loopt hij kans het vrouwtje te verliezen aan een buurman. Projectie van menselijke eigenschappen in dieren is taboe in de ethologie, maar de verleiding is groot. Ik heb een vrouwtje eens, herhaaldelijk gapend, zien wachten op een mannetje dat lang wegbleef. Ze wendde zich langzaam maar zeker steeds verder van hem af en vertrok ten slotte met een fel leidende buurman die haar naar zijn nestkuil bracht. In grote lijnen gebeurt daar het volgende: het vrouwtje draait rondjes in de nestkuil, op de voet gevolgd door het mannetje dat zachtjes tegen haar genitaal-papil aanstoot. Is het vrouwtje rijp dan zal ze op een zeker moment enkele eieren leggen. Ze onderbreekt het cirkelzwemmen, draait zich om en neemt de eieren in de bek. Het is essentieel dat een vrouwtje de eieren snel ophapt, want de kans eieren te verliezen is groot. Vaak liggen er eirovers op de loer.[48]

Hoe sneller het vrouwtje de eieren ophapt, des te kleiner is de kans op verlies van eieren, maar zo schept ze een nieuw probleem: ze laat het mannetje geen gelegenheid de eieren te bevruchten.[49] In de loop van de evolutie van het muilbroeden is het moment waarop het vrouwtje begint met het ophappen van de eieren steeds verder naar voren geschoven in de balts. Vrouwtjes van verondersteld primitieve muilbroeders, meestal rivierbewoners die nog een zekere paarband kennen, geven het mannetje gelegenheid de eieren te bevruchten alvorens ze op te happen. Maar bij geavanceerde muilbroeders zonder paarband worden de eieren door het vrouwtje zo snel mogelijk opgehapt, dikwijls nog voordat het mannetje gelegenheid heeft gehad ze te bevruchten. Aan verdediging van het broedsel of verzorging van de jongen doet het mannetje bij deze muilbroeders niets. Het mannetje levert zijn genen aan het nageslacht en daartoe blijft zijn bijdrage beperkt. Maar hoe belandt het sperma in de bek van het vrouwtje? Hoe wordt voorkomen dat vrouwtjes vastend rondzwemmen met een bek stampvol onbevruchte eieren?

Wanneer het vrouwtje de eieren heeft opgehapt, is de balts onderbroken. Het mannetje houdt nu zijn gespreide aarsvin vlak boven de bodem, onder de neus van het naar eieren zoekende vrouwtje, en begint weer in cirkels rond te zwemmen in de nestkuil: hij zwengelt de balts aan door het vrouwtje te prikkelen met een of meer afbeeldingen van wat haar op dat moment volledig in beslag neemt: eieren. Dat zou ook een functie van de eivlekken kunnen zijn: het opnieuw binden van het vrouwtje na onderbreking van de balts. Voorkomen dat ze de volgende portie eieren zal afleggen bij een buurman, wat desondanks vaak gebeurt. Heeft het vrouwtje de eieren opgehapt, dan reageert ze op eivlekken net als op echte eieren. Maar ze vergist zich nooit, alsof ze doordrongen is van het werk van Magritte en weet: nee, dit is geen ei. Wel probeert ze gericht en vaak met overgave de vlekken met haar lippen van de vin te happen. Op dat moment in de balts, veronderstelde Wickler, stoot het mannetje sperma uit, dat in de mond van het vrouwtje terechtkomt, zodat onbevruchte eieren alsnog worden bevrucht. Bij ten minste één muilbroedende soort, Pseudocrenilabris multicolor, is vastgesteld dat ongeveer de helft van de eieren pas wordt bevrucht nadat het vrouwtje de eieren al heeft opge-

hapt.[50] Een bevestiging van het idee van Wickler dat ook het vergroten van de bevruchtingskans van de eieren een functie van de eivlekken zou zijn. Toch is dat niet zeker. Want als de eivlekken op de aarsvin van het mannetje worden verwijderd, vindt bevruchting van de eieren desondanks plaats.[51] Althans bij Haplochromis elegans, de soort die voor deze experimenten werd gebruikt.

Eivlekken komen alleen voor bij muilbroeders. Alle furu uit het Victoriameer zijn muilbroeders en dragen er op hun aarsvin een of enkele. De vlekken hebben de vorm van een ei en benaderen ook in kleur (oranje, geel) globaal de kleur van de eieren (geel, lichtbruin). De vlekken van de mannetjes zijn opvallend, scherp omlijnd en door een contrastring omgeven, de vlekken van de vrouwtjes zijn veel vager door het ontbreken van een ring en door een kleiner aantal kleurstoffen. De eivlekken van de mannetjes zien eruit als een natuurgetrouwe afbeelding van het ei, althans voor het menselijk oog. Hoe ontstonden deze naturalistische schilderijtjes?

Ook in de balts van soorten zonder eivlekken komt het sidderend tonen van de uitgespreide aarsvin voor. De aarsvin van dergelijke soorten en vermoedelijk ook van de voorouders van de soorten die tegenwoordig eivlekken bezitten, is bezaaid met kleine, parelvormige vlekjes. Vrouwtjes die sterk gemotiveerd waren eieren op te happen, zouden een ei gezien kunnen hebben in een of meer van deze parelvormige vlekjes op de aarsvin van een zeker mannetje. Het idee is dat de vlekjes van sommige mannetjes toevallig een grotere overeenkomst in afmetingen, vorm of kleur met de echte eieren vertoonden dan de vlekjes van andere mannetjes. Hadden deze mannetjes daardoor een grotere kans door vrouwtjes te worden uitverkoren en hadden hun zonen vlekjes met een beter dan gemiddelde gelijkenis op eieren, dan was daarmee de trend ingezet voor de evolutie van een eivlek. Maar dan is dit een voorbeeld van seksuele selectie en hoort het niet thuis in een hoofdstuk over natuurlijke selectie. Is seks dan niet natuurlijk? Iets natuurlijkers is toch moeilijk te verzinnen. Dat is waar, maar seksuele selectie werd door Darwin (1871) op grond van goede argumenten verheven tot een op zichzelf staande categorie van natuurlijke selectie, waarover later meer.

Malariaparasieten in mijn bloed; de nek van de giraf; links- en

rechtshandigheid van visjes; een gen voor een fatale ziekte, sikkelcelanemie, dat gehandhaafd blijft in gebieden met malaria; eetbare vlinders die giftige modellen nabootsen en daardoor bescherming genieten tegen vogels; cryptische kleurpatronen op vlindervleugels in de droge tijd, maar waarschuwingskleuren in de regentijd, wanneer dat een betere bescherming tegen roofvijanden geeft... Voortdurend word ik geconfronteerd met het overweldigende belang van natuurlijke selectie. Maar verklaart natuurlijke selectie de radiatie van furu? Ten dele wel. Het uitwaaieren van al die vormen is vermoedelijk een gevolg van natuurlijke selectie, net zoals de differentiatie in links- en rechtshandige schubbenschrapers in het Tanganyikameer dat is. Alleen, uitwaaieren van vormen is niet hetzelfde als het ontstaan van soorten. Natuurlijk, de individuen van een zelfde soort in twee geografisch gescheiden gebieden zouden lokaal aangepast kunnen raken wanneer ze worden blootgesteld aan verschillende selectiedrukken. Zo zou de natuurlijke selectie de constructie van de bek van slakkenkrakers in twee populaties van een zelfde soort in uiteenlopende richtingen kunnen drijven. Bijvoorbeeld doordat er in een van beide gebieden geen slakken voorkomen, zodat de vissen gedwongen zijn zich te richten op ander voedsel, terwijl ze in het andere gebied op slakken zijn aangewezen. Het uiteengroeien van de constructie van de bek zou op den duur kunnen leiden tot het ontstaan van twee nieuwe soorten. Soortvorming die hand in hand gaat met het ontstaan van aanpassingen aan uiteenlopende omstandigheden. In die richting dacht Darwin en zo kan het inderdaad gaan, maar soms gaat het heel anders. Wat zou er zijn gebeurd als Darwin niet naar de Galápagoseilanden was gegaan, maar bij ons op bezoek was gekomen? Misschien zou hij zijn gestuit op de rol die seksuele selectie bij soortvorming kan spelen. Misschien had hij ontdekt dat vrouwtjes door kieskeurig te zijn bij het kiezen van een partner soortvorming in gang kunnen zetten. Misschien hadden we nu een andere evolutietheorie gehad.[52]

## Eindnoten:


31 C. Darwin (1859). *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favored Races in the Struggle for Life*. John Murray, Londen. Vertaling: (1871). *Het ontstaan der soorten*. Gebr. E. & M. Cohen, Arnhem-Nijmegen.

32 G.C. Williams (1992). *Natural Selection: Domains, Levels, and Challenges*. Oxford Univ. Press, Oxford.

33 J.A. Endler (1986). *Natural Selection in the Wild*. Princeton Univ. Press, Princeton, N.J.

34 J. Fontijn (1994). Biologisch utopisme. Het Darwinisme van Frederik van Eeden. *De negentiende eeuw* 17:33-45.

35 F. Galis, P.W. de Jong (1988). Optimal foraging and ontogeny; food selection by *Haplochromis piceatus. Oecologia* 75:175-184.

36 M. Hori (1993). Frequency-dependent natural selection in the handedness of scale-eating cichlid fish. *Science* 260:216-219.

37 L. Stryer (1981). *Biochemistry*. W.H. Freeman and Company, San Francisco.

38 N. Eldredge (1985). *Time Frames. The Rethinking of Darwinian Evolution and the Theory of Punctuated Equilibria*. Simon & Schuster, New York.

39 M. Rothschild (1972). Colour and poison in insect protection. *New Scientist* 54:318-320.

40 L.P. Brower (1988). *Minicry and the Evolutionary Process*. Univ. of Chicago Press, Chicago.

41 D.J. Futuyma, M. Slatkin (1983). *Coevolution*. Sinauer Ass. Inc., Sunderland, Mass.
42 C. van Bruggen (1925). *Hedendaags fetisjisme*. Querido, Amsterdam.
43 J.E. Huheey (1988). Mathematical models of mimicry. In: L.P. Brower (ed.): *Mimicry and the Evolutionary Process*. Univ. of Chicago Press, Chicago, p. 22-41.
44 L.P. Brower (1988). Avian predation on the monarch butterfly and its implications for mimicry theory. In: L.P. Brower (ed.): *Mimicry and the Evolutionary Process*. Univ. of Chicago Press, Chicago, p. 4-7.
45 W. Wickler (1968). *Mimicry in Plants and Animals*. McGraw-Hill, New York.
46 T. Guilford (1988). The evolution of conspicuous coloration. In: L.P. Brower (ed.): *Mimicry and the Evolutionary Process*. Univ. of Chicago Press, Chicago, p. 7-21.
47 P.M. Brakefield, N. Reitsma (1991). Phenotypic plasticity, seasonal climate and the population biology of Bicyclus butterflies (Satyridae) in Malawi. *Ecol. Entomol.* 16:291-303.
48 W. Mrowka (1987). Egg-stealing in a mouth brooding cichlid (Pseudocrenilabrus multicolor). *Anim. Behav.* 35:922-923.
49 W. Wickler (1962). Zur Stammesgeschichte funktionell korrelierter Organ- und Verhaltensmerkmale: Ei-Attrappen und Maulbrüten bei Afrikanischen Cichliden. *Z. Tierpsychol.* 19:129-164.
50 W. Mrowka (1987). Oral fertilization in a mouthbrooding cichlid fish. *Ethology* 74:293-296.
51 E. Hert (1989). The function of the egg-spots in an African mouthbrooding cichlid fish. *Anim. Behav.* 37:726-732.
52 K.R. McKaye (1991). Sexual selection and the evolution of the cichlid fishes of Lake Malawi, Africa. In: M.H.A. Keenleyside (ed.): *Cichlid Fishes, Behaviour, Ecology and Evolution*. Chapman and Hall, Londen, p. 241-257.

## 5 De handkus: het ontstaan van soorten

Een telegram uit Leiden in het postvak: ‘Maximale breedte/hoogte boot? Vergeten. Dringend.’

Voortdurend wordt mijn eigen werk onderbroken. Ze hebben weer iets verzonnen. Die vlekken kunnen nog wel even wachten, nee, we gaan nu écht iets doen. De uitbreiding van het project gaat door. Het zeewaardige schip is zo goed als klaar. Maar helaas heeft niemand zich afgevraagd of de boot, die per trein van Dar-es-Salaam naar Mwanza zal worden vervoerd, wel door de smalste tunnel kan. Ach, laat ik niet klagen. Niet iedereen hoeft mijn voorliefde voor het nutteloze te delen en tenslotte zie ik iets in dat schip. Met het houten bootje kan ik de Mwanzagolf niet uit, maar als die treiler er eenmaal is, zijn alle vlekken binnen bereik. Dan kan ik graaien tot in de verste uithoeken van het meer, zo diep als ik wil. Op zoek dus naar de maten van de smalste tunnel.

Melle en ik fietsen naar een bijkantoor van de spoorwegen, dat zich aan de oever van het meer bevindt. Voordat we naar binnen lopen, groeten we een bewaker. Hij houdt de wacht bij slanke, grijsgekleurde torpedojagers die aan de kade liggen gemeerd.

Binnen, in de schemerige ruimte die het midden houdt tussen loods en kantoor, staan drie bureaus van hardhout met donkergroene schrijfbladen. De stellingen langs de wanden zijn volgeladen met grijze ordners. Op de ruggen staan plaatsnamen geschreven: Dodoma, Tabora, Kigoma... Twee van de drie bureaus zijn onbemand, aan het derde werkt een jonge vrouw met kortgeknipt kroeshaar. Ze kijkt even op met vochtige uitpuilende ogen alsof ze uit diep water komt. Ze trekt kantlijnen in een schrift. Zodra de kantlijn klaar is, slaat ze de bladzijde van haar schrift om en begint

aan de achterzijde een nieuwe lijn te trekken in een tergend langzaam tempo. Melle en ik gaan voor haar bureau staan. Ik wacht met ingehouden adem. Halverwege een kantlijn gekomen legt ze haar balpen neer. Haar lippen scheuren open, maar ze sluiten zich weer zonder dat ze iets heeft gezegd en hangen even later weer halfopen.

Spreken? Een relict van vroeger. Eindelijk begint er diep in de keel van deze murene iets te trillen: '*Shida gani*, wat is het probleem?'

'Het spijt me u te onderbreken. We komen voor de maten van de nauwste tunnel op het traject Dar-es-Salaam-Mwanza. Het is dringend.'

De vrouw giechelt alsof ik iets obsceens gezegd heb: 'Daar willen jullie de maten van?' Ze knikt in de richting van een deur en zegt: '*Huyu*, dan moet je bij hem zijn. Hij weet er alles van.'

Ik schaam me voor mijn gebrekkige kennis van het Swahili, maar 'shimo' voor tunnel lijkt niet slecht geschoten. De vrouw sloft zo ontspannen naar de deur dat ik me erover verbaas dat ze niet in elkaar zakt. Enkele ogenblikken luistert ze aan de deur, bonkt erop en opent hem. Melle en ik gaan de kamer binnen. Achter een bureau zit een ambtenaar met verschrikte blik, alsof hij zijn kamerdeur voor het eerst in jaren ziet opengaan. Een warme wind doet de paperassen op zijn bureau opwaaien. Uit een raam is het glas verdwenen. Inbrekers kunnen zo naar binnen, maar behalve een bureau, twee stoelen en archiefmateriaal is er niets te halen. In Nederland breken dieven glas op zoek naar iets anders, maar hier is het glas zelf doelwit. Voorzichtig is de ruit uit de sponningen getikt.

'Ah. Jullie zijn het,' zegt de ambtenaar die een versleten hoofd heeft dat in de lucht wordt gehouden door een jongensachtig lichaam. Hij pakt Melles rechterhand vast en begint die driftig te kneden. Hij kent Melle uit de stad: 'Kunstmest? Waterputten? Katoen? Waar kan ik jullie mee helpen?' vraagt hij.

'De maten van het nauwste punt op het traject Dar-es-Salaam-Mwanza. Die hebben we nodig.'

De man brengt ons naar een hoger geplaatste collega. Deze heeft niet alleen een eigen kamer met bureau, maar bovendien telefoon. Hij is klein en tenger. Zijn hoofd is kogelrond, blauwzwart van

kleur en glimt als een vochtige olijf. Zijn argwanende blik springt nerveus heen en weer tussen Melle en mij. We krijgen een stoel aangeboden en ik vertel voor de derde maal waarvoor we gekomen zijn.

Hij zegt nog voordat ik ben uitgesproken: ‘It is impossible to give you this information now. We need headquarters. If you could come back in two weeks.’

Het klinkt als een mitrailleursalvo. Twee weken kunnen we onmogelijk wachten. Zou hij naar het hoofdkantoor in Dar-es-Salaam kunnen telefoneren, of desnoods schrijven? Uitgesloten. De man staat op en schudt ons de hand.

Op weg naar de deur vraagt Melle: ‘Zijn de torpedojagers hier per trein gekomen? Misschien kunnen we daar de maten van nemen?’

Plotseling giftig zegt de ambtenaar: ‘Where are your passports. You said you are residents. What does this “Haplo...” mean?’

Nu kalm blijven. Tijd nemen om hem nog uitvoeriger te vertellen hoe we in Tanzania verzeild raakten en waarom we aan het houten onderzoeksbootje niet genoeg hebben. Een lange toespraak improviseren met kop en staart. De Tanzanianen zijn verzot op redevoeringen. Vraag de melkboer een toespraak te houden over melk en hij spreekt anderhalf uur lang zonder enige aarzeling over het wezen van melk. Over de smaak van melk, over het verdunnen van melk met behoud van romigheid, over verslagen melk die zuur wordt, over de oorsprong van melk en 's melks bestemming.

Het lukt uiteindelijk de olijf ervan te overtuigen dat we hem geen militaire geheimen willen ontfutselen en dat we geen banden met Zuid-Afrika hebben, ook al spreken we ‘Ki-Holanzi’. Maar er is geen denken aan dat we de maten van de torpedo's zouden mogen nemen.

‘Dus jullie zijn onderzoekers. Goed, ons land heeft mensen zoals jullie nodig, *karibuni* Tanzania, welkom in Tanzania,’ zegt de ambtenaar alsof hij een regeringsvoorschrift oplepelt.

Nog eenmaal wil ik het proberen. ‘Weet u dan misschien welke tunnel de nauwste is, al hebt u er de maten niet van?’ vraag ik voorzichtig.

‘In fact, officers, this is simple. De laatste tunnel is tevens de

nauwste. It is the very same tunnel.' De man schakelt voortdurend over van Engels op Swahili en vice versa: 'Voor de tunnel liggen de overblijfselen van westerse produkten die er niet door konden.' Glimlachend besluit hij: 'So that, my dear scientists, we may call this: the law of the last tunnel.'

## Het nauwste punt

De eerstvolgende zondagmorgen lopen Melle en ik over het spoor in de richting van het nauwste punt. We hebben er geen idee van hoe ver het is. Een uur, een dag, een week lopen? Het nauwste punt staat niet aangegeven op de kaart. We hebben een thermoskan met koffie bij ons, kaakjes, mango's, touw, een duimstok en een mes.

Het heeft geregend. De akkers aan weerszijden van het spoor zien er uitbundig groen uit. Er waait een strelende warme wind. Op drassige stukken is rijst geplant, op drogere stukken staan maïs, gierst en cassave. In de rijstvelden lopen, behoedzaam speurend, spierwitte koereigers. Een ijsvogel hakt een holletje in een kleiwand aan de rand van een akker. Wat verderop zwiept aan een maïsstengel een rode vlek heen en weer. Magnetisch rood. Weg is het weer. Melle balanceert als een koorddanser op de rails. Ik loop over het spoor achter hem aan.

Enkele meters voor ons komen een oude vrouw en een klein meisje te voorschijn uit een maïsveld. Ze lopen hand in hand dezelfde kant op als wij. De vrouw draagt een boek op haar hoofd. Ze begroet ons zonder zich om te draaien of langzamer te gaan lopen. Hebben we soms zin om mee te gaan naar de kerk, zingen? Houden we dan niet van zingen? Even is het stil en dan gaat ze over op een ander onderwerp.

Vragen voor wie zich aangesproken voelt: 'Leven jouw ouders nog, *baba*, vader? Zijn ze gezond? Blij het te horen. Getrouwd?'

'*Bado*, nog niet,' antwoord ik.

'Broers en zusters? Drie zusters? Goed zo, vader,' zegt de vrouw. '*Tumbo moja*, uit één buik? Niet slecht, viermaal uit één buik. Uit welk land komen jullie? Een groot land zeker? Wat, juist klein? Grote akkers zeker?'

Nog altijd slenteren Melle en ik achter de kerkgangers aan. We

houden een afstand van enkele meters. Het meisje heeft af en toe achterom gekeken, maar de oude vrouw nog niet eenmaal. We naderen een groep bavianen die op het spoor zit. De vrouw gaat door de knieën zonder de bijbel van haar hoofd te nemen, raapt enkele stenen op en gooit ze, onverwacht hard en welgemikt, in de richting van de bavianen.

'Ze eten onze maïs,' zegt ze ter verduidelijking. 'Zeg, vader, we slaan hier af. Doe je de groeten aan je ouders?'

Zonder om te kijken verdwijnen de vrouw en het meisje tussen de manshoge maïsstengels.

Melle en ik versnellen ons tempo. Na enkele uren lopen zien we in de verte de tunnel. Twee reusachtige rotsblokken hangen boven het spoor in de lucht. Het vallen wordt hun belet door formidabele rotspartijen aan weerszijden van het spoor. Zou dit het nauwste punt zijn? We lopen onder de rotsblokken door en kijken rond. Waar zijn de resten van westerse donaties? De karkassen van schepen, graandorsmachines, hijskranen, vrachtwagens? De roestberg was in mijn verbeelding al zo hoog geworden als een piramide, maar er is geen spoor van te vinden. Zou dit het nauwste punt wel zijn? Is dit een tunnel? Melle stelt voor nog een doorgang verder te gaan: 'Dan weten we meer.' Ik geloof niet dat ik meer wil weten. Intussen lopen we heen en weer onder de rotsblokken om te bepalen welke afmetingen van de doorgang beperkend zouden kunnen zijn. Ik zoek een sisalplant, snijd de stengel af en reik tot aan het dak van de tunnel. Melle meet met de duimstok mijn lengte met gestrekte arm plus stengel: ongeveer vijf meter. Daar kan de boot ruimschoots onderdoor. Vervolgens meten we met een stuk touw de breedte van de tunnel: precies 390 centimeter. Ik schrijf de getallen in mijn aantekenboekje. We gaan op de rails zitten, drinken om beurten koffie uit het enige kopje en eten vezelige wilde mango.

'Laten we teruggaan. We zullen de feiten nauwgezet telegraferen: "Dit zijn mogelijk de maten van het nauwste punt, mogelijk ook niet". Meereizen met de trein en de machinist vragen te stoppen bij de nauwste tunnel. Dat zouden we nog kunnen proberen.'

'Afrika,' zegt Melle.

Ik sta op en schroef het kopje weer op de thermoskan.

We gaan op weg naar huis. Na enkele honderden meters wordt

er geroepen uit het dal naast het spoor.

‘Zwervers, *karibuni nyumbani*, welkom in mijn huis.’

Melle loopt in de richting van de stem.

‘Er wordt niet op gerekend dat we ook werkelijk komen,’ zeg ik.

Dit is een geritualiseerde vorm van uitnodigen. Het is zelfs onbeleefd voorbijgangers níet uit te nodigen. Maar Melle dringt erop aan de uitnodiging te accepteren. Wie kan beter weten dan deze mensen of dit het nauwste punt is? We lopen over een smal zandpad naar de ronde lemen hut. Rond, natuurlijk rond. Anders zouden verbolgen doden zich kunnen verschansen in een hoek. Boven op het rieten dak dat toeloopt in een punt, is een assemblage bevestigd: een hak van smeedijzer torent uit boven stralend witte slakkehuizen die op puntige stokken zijn gestoken. Een beschilderde kookpot, op zijn kop gezet, vormt de basis van het beeld.

De man die riep, een tandeloze grijsaard met een gezicht vol groeven als ingedroogd slik, verwelkomt ons op zijn erf. Een aanmerkelijk jongere vrouw reikt lage krukjes aan, maar verdwijnt, na verlegen te hebben gegroet, de hut in. We maken een praatje met de grijsaard. Als er een stilte valt, snijd ik de zaak van de tunnel aan: ‘Blijven er wel eens vrachten liggen die niet door de tunnel kunnen?’

De man kijkt me aan alsof ik niet goed bij zinnen ben en verzoekt me de vraag te herhalen.

‘Blijven er weleens vrachten achter die niet door de tunnel kunnen?’

‘Dat komt wel eens voor, jawel... waarom niet...’ zegt hij aarzelend.

‘Waar zijn de resten van die vrachten dan gebleven?’ vraag ik.

De grijsaard schrikt. Hij bukt zich om een takje op te rapen en gooit het buiten zijn erf in het gras. ‘De resten, de resten... Wie zal het zeggen?’

‘Of kan altijd alles door de tunnel?’ vraag ik verder.

‘Jawel... natuurlijk wel’ zegt onze gastheer. Hij draait zijn krukje om en wijst naar de tunnel: ‘In de verte komt de trein aan, hij gaat langzaam rijden, steeds langzamer, totdat hij stilstaat voor de tunnel. Pssssttt. Pfffff. Stil. De trein staat stil.’ De grijsaard is een locomotief van zijn eigen leeftijd geworden, zijn armen de wielen. Zijn voeten stampen ritmisch op de grond. Tadam, tadam: ‘Dan

trekt de trein voorzichtig op. *Pole, pole*, langzaam, langzaam. Zo gaat het. Kijk. Alles is door de tunnel.'

'Dus daarom liggen er geen verroeste...'

'*Eh*, precies. Wat ben ik blij dat jullie er zijn. Jullie blijven toch eten?'

'*Sikiliza mzee*, maar luister eens, eerbiedwaardige oude man. Als ik u goed begrijp, kan alles door de tunnel én niet door de tunnel?'

'*Eh*,' zegt de grijsaard breed grijnzend. Hij pakt me bij de arm en zegt: 'Alles kan door de tunnel én niet door de tunnel. Mooier had je het niet kunnen zeggen. *Wewe mwenjeji*, je bent een van ons. Welkom.'

We verontschuldigen ons met te zeggen dat we voor donker thuis willen zijn, en maken aanstalten te vertrekken.

'Ze gaan weer,' roept hij naar zijn vrouw.

Kilometers lang zeggen we weinig. Dan begint Melle te mopperen: 'Wat doen we hier? We zijn toch niet gekomen om tunnels op te meten. Ik ben een half jaar in Tanzania en wat heb ik gedaan? Niets. Sterker, als ik noteer welk deel van de vangst van boord verdwijnt voor de vis aan land komt, word ik met de dood bedreigd door die lui van de fabriek... Dit is waanzin. Echt waanzin.'

'Je waagt je aan onderwerpen waar geld mee gemoeid is,' antwoord ik. 'Bedenk iets onzinnigs. Dat is het geheim. Mij zien de Tanzanianen als een ongevaarlijke malloot. Een gek die vlekken telt.'

'Wat was nou precies dat eivlekkenidee?' vraagt Melle.

'Het viel me in doordat ik de afmetingen van eieren vergeleek van vrouwtjes van laparogramma die ik in twee verschillende baaien had gevangen. De afmetingen van de eieren verschilden nogal. Je weet hoe honkvast veel van die visjes zijn. Sommige soorten komen maar bij een enkel eiland of op een enkel zandstrandje voor. Stel je voor dat een soort voorkomt in twee verschillende baaien en dat er nauwelijks dieren van de ene naar de andere baai zwemmen. Laten we ook aannemen dat in de baaien verschillende omstandigheden heersen: in de ene baai begunstigt de natuurlijke selectie de produktie van betrekkelijk veel, maar kleine eieren. In de andere baai die van weinig, maar grote eieren. Wanneer vrouwtjes een sterke voorkeur hebben voor mannetjes met eivlekken die precies lijken op hun eigen ei, dan zullen de mannetjes in de ene baai op

den duur kleine eivlekken krijgen en in de andere baai grote. Het verschil in kenmerken van de eivlekken van mannetjes in de twee baaien zou het begin van een voortplantingsbarrière kunnen vormen, het begin van reproduktieve isolatie. Het ontstaan van verschillen in de kenmerken van de eieren zal op de voet gevolgd worden door het ontstaan van daarmee corresponderende verschillen in de eivlek-kenmerken. Het uit elkaar groeien van eivlek-kenmerken zou het ontstaan van twee nieuwe soorten in gang zetten. Het proces zou zich eindeloos kunnen herhalen en de explosieve soortvorming van de muilbroeders kunnen verklaren.'[53]

Melle kijkt voortdurend naar vogels. Ik weet niet zeker of hij me wel hoort: 'Een neveneffect, zie je? Het ontstaan van nieuwe soorten als onbedoeld neveneffect van lokale verschillen in de kenmerken van de eieren. Is er eenmaal een voortplantingsbarrière ontstaan, dan raken de individuen in elk van de twee baaien steeds verder ad hoc aangepast. De populaties kunnen nu, in principe, gaan verschillen in allerlei andere kenmerken dan eieren en vlekken. Misschien krijgen ze andere bekken, een andere lichaamsvorm, andere netvliezen, toegesneden op de specifieke eisen die het leven in de baai stelt. Misschien zullen de dieren in de ene baai "sneller" gaan leven, eerder geslachtsrijp worden, en eerder sterven dan oorspronkelijk, terwijl de dieren in de andere baai juist "langzamer" gaan leven. Ze worden laat geslachtsrijp, ze worden oud en krijgen weinig jongen, maar de ouders geven ze veel aandacht. Beginnende genetische differentiatie tussen dieren in de verschillende baaien wordt niet direct weer uitgewist door migranten die genen, verpakt in eieren of sperma, uit het genenreservoir van de ene in de andere baai kiepen.'

'Dat was vermoedelijk toch al niet zo, want de vrouwtjes hadden eieren van verschillende afmetingen. Dat zeg je zelf net,' reageert Melle.

'De vormverscheidenheid van al die honderden soorten mogelijk gemaakt door een illusie. Een wereld gebouwd op leugens.'

'Eindelijk iets dat bekend klinkt,' zegt Melle glimlachend: 'Eerst de feiten, *bwana Tesi*. Meet die vlekken maar eens op. Heb je ooit gemeten hoe precies de mimesis is? Zou het er werkelijk toe doen dat de eivlekken precies op de eieren lijken? Is een globale gelijkenis niet voldoende? Het vrouwtje heeft even die prikkel nodig

tijdens de balts. Leren vrouwtjes eigenlijk te reageren op eivlekken of is het een aangeboren reactie? Als het een IRM (innate releasing mechanism), een aangeboren reactie is, dan is de evolutie van precieze mimesis misschien niet eens te realiseren.' Melle balanceert met gespreide armen over de rails. 'Je weet niet eens of vrouwtjes vlekken van verschillende vorm en afmetingen wel kunnen onderscheiden. Eigenlijk weet je helemaal niets. Laat maar eens zien dat er een rechtlijnig verband is tussen eigrootte en vlekgrootte.'

Melle glijdt van de rails. 'Zag je dat?' vraagt hij.

'Wat?'

'De pet van die man. Daar, wacht even.'

Melle zakt iets door zijn knieën, fluit schel op zijn vingers en vraagt bij wijze van schibbolet: 'Hé jij. Ja jij, met die doodskop, zeg eens "schele schelvis".'

Te laat. De pet is verdwenen in een maïsveld.

'Dat was een SS-pet. Prima pet, dacht die man natuurlijk. Hoe zou die hier verzeild zijn geraakt?'

'In Noord-Afrika gevochten. Door een felle ruk van een woestijnwind verlost van zijn SS'er. Op het nippertje gered door een spelend Toearegjongetje. Alleen de klep stak nog uit het zand. Na de oorlog enkele malen snel van hoofd gewisseld richting Oost-Afrika. In Caïro op een klerenmarkt gelegen... *Heitere Tage auf braune Menschen*. Memoires van een pet. Daar is het wachten op,' zeg ik.

We hebben kilometers lang zwijgend over het spoor gelopen voordat Melle weer begint te praten: 'Nu ik er langer over nadenk: hoe zit het met de mosselkreeftjes, de meervallen, de stekelalen, de slakken? Die zijn in sommige Oostafrikaanse meren ook in veel soorten opgesplitst. Je gaat me toch niet vertellen dat die eivlekken hebben? Je zou moeten zoeken naar gemeenschappelijke eigenschappen van die uiteenlopende dieren. Misschien dat je er dan achter komt waardoor er aan de lopende band nieuwe furusoorten ontstaan.'[54]

Zwijgend lopen we verder. Ik besef dat Melle iets belangrijks heeft gezegd. Het zou de doodsteek voor mijn idee kunnen betekenen.

'En dan nog iets: welk soortconcept hanteer je eigenlijk? Als ik jou hoor over eieren en eivlekken, beluister ik dat je beïnvloed

bent door de ideeën van Paterson, maar tegelijkertijd dat je niet los bent van de maëstro's, Mayr en Dobzhansky? Ik denk dat je scherp moet kiezen. Kop of munt.'

Wat is wezenlijker voor een dier: kunnen herkennen dat een dier van de tegenovergestelde sekse tot dezélfde soort behoort en dus wellicht een potentiële partner is, of kunnen vaststellen dat een dier van de tegenovergestelde sekse tot een ándere soort behoort en dus als partner niet in aanmerking komt? Zo geformuleerd klinkt het onzinnig. Het een impliceert het ander. Een dier dat uitsluitend paart met soortgenoten, vermijdt tegelijkertijd kruising met niet-soortgenoten. Toch is het hanteren van ofwel het herkenningsconcept ofwel het isolatieconcept, zoals deze visies op de biologische soort worden genoemd, niet alleen een kwestie van semantiek. Er liggen verschillende opvattingen over het ontstaan van soorten en ook over de eventuele adaptieve waarde van dat proces aan ten grondslag. Maar misschien heeft Melle wel gelijk. Ik ben een aanhanger van het herkenningsconcept zonder het isolatieconcept radicaal te hebben verworpen.[55] Op zoek naar het verschil.

## Isolatie

Evolutiebiologen leren ermee leven dat Darwin op bijna alle vragen die ze aansnijden al een antwoord gaf. Darwins oplossingen zijn verbaal geformuleerd, en niet, zoals tegenwoordig, gecondenseerd in wiskundige termen. Maar in zijn beschrijvingen is de essentie meestal al te vinden. Toch is er een belangrijk evolutiebiologisch vraagstuk waaraan Darwin weinig aandacht heeft gegeven, ook al doet de titel *On the Origin of Species*, anders vermoeden. Darwin maakte geen onderscheid tussen evolutie (hij noemde het 'modification in time') en het ontstaan van nieuwe soorten. Maar evolutionaire veranderingen - wijzigingen in vorm, gedrag of fysiologie van dieren in de loop van vele generaties - kunnen ook plaatsvinden zonder dat de soort die deze veranderingen ondergaat, zich in twee nieuwe soorten opsplitst. Darwin concentreerde zich op evolutionaire veranderingen van organismen *in de tijd* en onderkende onvoldoende dat het ontstaan van soorten een op zichzelf staand probleem is.

Darwin is op de hoogte geweest van de opvallende kleuren van cichliden, maar heeft de ontdekking van de grote soortenzwermen in de Oostafrikaanse meren niet meer meegemaakt. Ik denk dat hij er direct op af zou zijn gegaan, als hij de kans had gekregen. Bij geen enkele andere groep van gewervelde dieren is het aantal soorten dat per tijdseenheid ontstaat zo groot als bij de Oostafrikaanse cichliden. Waarschijnlijk ontstaan er in het Victoriameer, maar ook in andere Oostafrikaanse meren, nog altijd in hoog tempo nieuwe soorten. Oog in oog met de onwaarschijnlijke hoeveelheid soorten in deze meren kan een bioloog nauwelijks om de vraag heen hoe die vele honderden of misschien zelfs duizenden soorten vissen ontstonden. Misschien zou Darwin door het zien van de Oostafrikaanse soortenzwermen explicieter aandacht hebben besteed aan soortvormingsmechanismen. Darwin laat zien dat een evolutionele lijn zich in tweeën kan splitsen, maar hoe die splitsing tot stand komt, wat er precies gebeurt in de opsplitsingsfase, komt nauwelijks aan de orde:

> *Nauw verwante soorten, die nu binnen een onafgebroken omtrek leven, moeten dikwijls zijn gevormd, toen het gewest niet een geheel uitmaakte, en toen de levensvoorwaarden niet ongevoelig en trapsgewijs in elkander overgingen. Wanneer twee rassen zijn gevormd in twee gewesten binnen een onafgebroken omtrek, zal er dikwijls een tusschenras zijn gevormd, geschikt voor een tusschenstrook; doch om de ons bekende redenen zal het tusschenras gewoonlijk kleiner in getal zijn dan de twee vormen die het verbindt. Daarom zullen de twee laatsten, wijl zij grooter zijn in getal, een groot voordeel bezitten boven het minder talrijke tusschenras, en zullen zij er gewoonlijk in slagen om het te verdringen en uit te roeien*.[31]

Zeldzame passages als deze in *The Origin of Species* doen vermoeden dat Darwin het probleem wel signaleerde, maar de mechanismen die verantwoordelijk zijn voor het ontstaan van nieuwe soorten krijgen nergens nadruk. Darwin draait als een begenadigd schrijver om deze vraag heen, speelt er af en toe even mee, maar hij bijt zich er nergens in vast op een wijze die recht doet aan het belang van het probleem. Dat laatste deden de befaamde Ernst Mayr

en Theodosius Dobzhansky tachtig jaar later wel.[56]

Zij formuleerden het isolatieconcept van de biologische soort, dat het bestaan van ten minste twee soorten veronderstelt: een soort bestaat bij de gratie van het bestaan van ten minste één andere soort. De individuen van diersoort A kruisen wel onderling, maar niet met individuen van diersoort B, C, enzovoort. Hoe komt het dat individuen van verschillende soorten onder natuurlijke omstandigheden niet kruisen? Volgens Mayr en Dobzhansky wordt dat voorkomen door mechanismen die genenuitwisseling tussen verschillende soorten tegengaan: isolerende mechanismen. Dobzhansky, die deze term als eerste liet vallen, veronderstelde dat isolerende mechanismen door natuurlijke selectie zouden ontstaan speciaal met het oog op het vermijden van kruising tussen verschillende soorten. Het kruisen van verschillende soorten betekent meestal verspilling van geslachtscellen en energie, doordat hybriden minder levenskrachtig of vruchtbaar zijn dan nageslacht van soortgenoten. Er zal dikwijls een selectiepremie staan op het vermijden van hybridisatie met individuen van andere soorten. Voortplantingsbarrières tussen nauw verwante soorten zouden volgens Dobzhansky ontstaan door natuurlijke selectie ten gunste van het ontwikkelen van voortplantingsbarrières. Op deze visie komt de laatste jaren steeds meer kritiek.

Een voortplantingsbarrière tussen verschillende soorten kan op vele manieren zijn opgetrokken. Bij oude soorten zal de barrière degelijk zijn, dat wil zeggen gelaagd. Mayr gebruikte ooit het beeld van de hordenloop. Om vruchtbaar nageslacht te verwekken moeten een vrouwtje en een mannetje een aantal hindernissen nemen. Soms een hele serie, vooral als het oude, solide soorten zijn. Pas als alle hindernissen zijn overwonnen, zal succesvolle kruising plaatsvinden. Behoren het mannetje en het vrouwtje tot verschillende soorten, dan is het bijna zeker dat ze ver voor de laatste hindernis is genomen ten val zullen komen. Bij jonge nauw verwante soorten, zoals furu uit het Victoriameer, is het aantal hindernissen beperkt. In het extreemste geval is er slechts een hindernis en stelt de voortplantingsbarrière niet veel voor. Zo fantaseerde ik dat de allerjongste furusoorten alleen van elkaar gescheiden zouden blijven door een verschil in de aanblik van nepeieren. Maar het kan evengoed een ander signaal zijn. Wel of geen streep

op een flank, wel of geen maskerachtig vlekkenpatroon op de kop. Is er maar één hindernis die soorten gescheiden houdt, dan zullen hybriden betrekkelijk vaak voorkomen.

Het ligt voor de hand dat soorten niet kruisen als de geslachtscellen niet bij elkaar komen. Hybridisatie vindt niet plaats wanneer mannetjes en vrouwtjes van nauw verwante soorten elkaar niet tegen het lijf lopen, doordat ze zich voortplanten in geografisch gescheiden gebieden. Komen ze wel samen voor, dan blijven de individuen van verschillende soorten vaak gescheiden doordat ze verschillende leefgebieden, habitats, hebben. Dicht bij de zon of juist in de schaduw. Dicht bij de bodem van een meer of juist ver daarvandaan. In de wind of in de luwte, enzovoort.

Voortplantingsbarrières als deze zijn ecologisch. Ze zijn niet degelijk. Krijgen dieren door verstoring van hun woongebied een overlappende verspreiding, dan valt de barrière weg. Hybridisatie zal plaatsvinden, tenzij er andere isolerende mechanismen in werking treden. Bij furu heb ik er altijd op gelet of ik hybriden tegenkwam. Het zou zo voor de hand liggen dat die er waren in een zwerm die bestaat uit jonge soorten. Maar ik heb ze nooit kunnen vinden. En dat terwijl bekend is dat kruisingen tussen furusoorten, die in het laboratorium werden uitgevoerd, vruchtbare nakomelingen kunnen opleveren.[57] Ook bij furu kan hybridisatie van soorten worden verwacht wanneer hun verspreiding door verstoring van het woongebied gaat overlappen, of wanneer dieren zo zeldzaam worden dat ze geen partner van dezelfde soort meer tegenkomen.

Behalve scheiding in de ruimte kan ook scheiding in de tijd een ecologische barrière vormen. Veel dieren planten zich niet het hele jaar door voort, maar in bepaalde seizoenen. Een verschillende timing van de periode waarin wordt gepaard, kan een effectieve voortplantingsbarrière tussen mannetjes en vrouwtjes van verschillende soorten vormen. Soms hangt zo'n barrière aan een zijden draad, want bij de genetische codering van timing hoeven maar enkele genen betrokken te zijn.

Minder kwetsbaar dan een ecologische barrière is ethologische isolatie, een voortplantingsbarrière die berust op gedragsverschillen. Vorm en volgorde van (balts)bewegingen, de presentatie van geuren, geluiden, kleurpatronen en andere signalen die een rol

spelen bij de communicatie tussen soortgenoten, zijn specifiek. De kans op een paring met een partner van een andere soort is klein. Tenzij het jonge, nauw verwante soorten betreft. Dan komen specifieke verschillen vooral tot uiting in de frequentie, volgorde of intensiteit waarmee gedragingen worden vertoond. Ze zijn (nog) niet kwalitatief, zoals bij oude soorten, maar kwantitatief.

Tijdens een bezoek aan het Gombe Stream-reservaat aan de oever van het Tanganyikameer raakte ik hiervan doordrongen. In dit restant regenwoud, niet ver van de plaats waar onze voorouders ooit vaste voet aan de grond kregen, leeft een groep chimpansees die al meer dan vijfentwintig jaar door Jane Goodall wordt gevolgd.[58] Deze chimpansees zijn in de loop der tijd enigszins aan mensen gewend geraakt. In het verleden lokte Goodall de dieren naar een open plek in het bos, dicht bij haar kamp, door ze regelmatig bananen te voeren. Op het gras vlak bij die voerplaats zaten mijn reisgenoot en ik na te praten over de dag. We hadden die morgen wat zitten tekenen met zicht op een groep chimpansees. Nadat de groep een tijd bezig was geweest op een plek, was de beslissing gevallen om op te stappen. De dieren vertrokken gezamenlijk en passeerden ons op enige afstand. Een chimpanseeman, een baasje dat de linies sloot, maakte zich even los van de groep. Hij liep achter ons langs en keek een ogenblik over de schouder van mijn vriend. Vervolgens was hij teruggekeerd naar de groep en had zijn oude positie ingenomen.

Inmiddels was het vlak voor zonsondergang, het licht verdween alsof een film van een westerse zonsondergang versneld werd afgespeeld. ‘Kijk eens naast je,’ zei mijn reisgenoot op gedempte toon. Ik draaide mijn hoofd en zat oog in oog met een vrouwelijke chimpansee van middelbare leeftijd. Zodra ze zag dat ik haar had opgemerkt, stak ze haar rechterarm in mijn richting. De palm van haar hand was naar boven gekeerd, haar enorme vingers waren naar binnen gekromd. Voordat ik het wist had ik mijn rechterhand uitgestoken en met mijn vingers de hare omklemd. Daarop trok ze mijn arm naar zich toe en drukte haar zachte lippen op de rug van mijn hand, een klassieke handkus. Vervolgens liet ze mijn hand weer los. Ze draaide zich om en bleef enkele ogenblikken staan, daarbij steunend op de knokkels van haar handen. Ten slotte verdween ze in het bos.

Deze chimpansee had me gegroet, een doodgewone begroeting. Een mens is zonder nadenken in staat een redelijk geslaagde chimpanseegroet uit te voeren. We hadden niet de indruk dat mijn reactie een geweldig misverstand veroorzaakte. Ik had er nooit bewust op gelet hoe chimpansees elkaar groeten, laat staan dat ik overwogen zou hebben hoe ik zou reageren op een begroeting door een in het wild levende chimpansee. Op zo'n moment valt de tijd even weg - mijn voorouders en de hare zouden elkaar x miljoen jaar geleden, toen nog als soortgenoten, ook gegroet kunnen hebben. Een Chinese schrijver wiens naam ik vergeten ben, maakte ooit een opmerking die alleen een Chinees kan maken: hij verwonderde zich erover dat de Duitsers zulke goede componisten hebben voortgebracht. Pas zo kort uit het bos en nu al van die mooie muziek. Zo is het ook. De aap is net uit het bos, inclusief de voorlijke Chinezen.

De ontmoeting met het chimpanseevrouwtje laat zien dat er bij twee nauw verwante soorten elementen van het gedrag min of meer hetzelfde gebleven zijn. Maar helemaal zeker is dat zelfs in dit geval niet. Het zou ook kunnen dat er een convergente ontwikkeling van groetgedrag is geweest bij mens en chimpansee.

Jaren geleden liep ik op een namiddag naar het bord van de verlaten collegezaal in Leiden waar ik de volgende dag een lezing zou geven. Bij een vorige gelegenheid had ik het publiek een uur lang in het donker laten zitten, omdat ik maar niet kon doorgronden hoe de vele lichtschakelaars op het paneel elkaar beïnvloedden. Dat zou me ditmaal niet overkomen. Ik drukte op verschillende schakelaars in de hoop hun werking te leren kennen en zag het langzaam, langzaam lichter worden in de schemerige zaal. Op het bord doemden drie regels op, met wit krijt geschreven:

DO NOT MEET
DO NOT MATE
DO NOT MATCH

Het duurde even voordat het tot me doordrong waar de regels op sloegen. ‘Do not meet’: mannetje en vrouwtje van twee nauw verwante soorten komen elkaar niet tegen. Kruising vindt niet plaats. ‘Do not mate’: mannetje en vrouwtje van twee soorten ontmoeten

elkaar wel, maar de communicatie verloopt zo stroef dat het niet tot een paring komt. ‘Do not match’ ten slotte: het klikt wel en het komt tot een paring tussen een mannetje en een vrouwtje van verschillende soorten. Maar het wringt letterlijk. Er vindt geen versmelting van geslachtscellen plaats. De geslachtsdelen van mannetjes en vrouwtjes van soorten met interne bevruchting passen als sleutel en slot in elkaar. Ze zijn voor elkaar gemaakt.

Bij dieren met seksuele voortplanting herkennen soortgenoten altijd iets van elkaar, al stelt de herkenning soms niet meer voor dan een chemische aha-erlebnis van de geslachtscellen. Veel waterdieren met externe bevruchting laten geslachtscellen in het water los, waarna het samenkomen van eieren en sperma in gang wordt gezet door soortspecifieke stoffen. Kruisingen tussen mannetjes en vrouwtjes van verschillende soorten komen desondanks veel vaker voor bij dieren met externe bevruchting, zoals vissen, dan bij dieren met interne bevruchting.

Wanneer de hindernissen die paring tussen een mannetje en vrouwtje van twee nauw verwante soorten hadden moeten voorkomen alle overwonnen zijn, is nog steeds niet gezegd dat effectieve genenuitwisseling zal plaatsvinden. Sommige isolerende mechanismen zijn niet werkzaam vóór het in contact komen van de geslachtscellen, maar pas daarna. Een eicel die bevrucht wordt door een spermacel van een mannetje van een andere soort, zal zich meestal niet ontwikkelen tot een gezond embryo. En mocht dat wel gebeuren, dan is er grote kans dat de soortvreemde genenstroom stolt in hybriden met verminderde levensvatbaarheid of steriliteit.[65]

## Herkenning

Het isolatieconcept is scherp bekritiseerd. De belangrijkste woordvoerder van deze critici, Paterson, meent dat voortplantingsbarrières tussen nauw verwante soorten ontstaan als neveneffect.[55] Gaan dieren van verschillende populaties van een soort verschillen doordat ze zich lokaal aanpassen aan de omstandigheden, dan kan dat zijn weerslag hebben op signalen die essentieel zijn voor de herkenning van soortgenoten. Een fictief voorbeeld: hagedissen van een zekere populatie worden grijszwart onder druk

van de eis gecamoufleerd te zijn op de onbegroeide rotsen waar ze hun scharrelend bestaan leiden. In een andere populatie worden ze groen, alweer onder invloed van de eis gecamoufleerd te zijn, maar ditmaal op rotsen die met groene mossen zijn begroeid. De kans bestaat dat grijszwarte en groene hagedissen, wanneer ze elkaar zouden ontmoeten, moeite hebben elkaar als soortgenoten te herkennen. Verschillen in lichaamskleur die zijn ontstaan onder invloed van de eis gecamoufleerd te zijn - een selectiedruk die niets te maken heeft met het vermijden van kruising tussen dieren van de verschillende populaties - zou, louter als neveneffect, een voortplantingsbarrière kunnen vormen.

Hetzelfde model zou voor furusoorten kunnen opgaan. Wanneer twee furupopulaties voorkomen in baaien met verschillende lichtcondities, zouden onder invloed van de eis zichtbaar te zijn voor soortgenoten hun lichaamskleuren anders kunnen worden. Komen individuen uit verschillende baaien met elkaar in contact, dan herkennen ze elkaar mogelijk niet meer als soortgenoten. Soortvorming als neveneffect, net als in het eivlekkenmodel. Aanwijzingen dat het zo kan gaan, zijn ook werkelijk gevonden.[59]

Paterson betwist overigens niet het bestaan van voortplantingsbarrières tussen mannetjes en vrouwtjes van verschillende soorten. Die zijn er zonder enige twijfel, zoals iedereen zelf kan vaststellen. Hij bestrijdt alleen dat er sprake zou zijn van isolerende mechanismen. Biologen reserveren het woord ‘mechanisme’ voor gevallen waarin sprake is van een ontwerp (*design*) en dat is met betrekking tot het ontstaan van voortplantingsbarrières onwaarschijnlijk. Hoe zouden isolerende mechanismen zich kunnen ontwikkelen als het dieren betreft in geografisch gescheiden populaties, dieren die elkaar zelden of nooit tegenkomen? Onder invloed van welke selectiedruk zou in dat geval een voortplantingsbarrière kunnen ontstaan? Een selectiedruk die begunstigt dat toch al niet kruisende dieren niet kruisen, is geen druk. Natuurlijke selectie is niet voorzienig. Er ontstaan niet alvást voortplantingsbarrières met het doel dieren te pantseren tegen verleidelijke ontmoetingen met leden van nauw verwante soorten, die eventueel in de toekomst zullen plaatsvinden. Het vermijden van hybridisatie tussen mannetjes en vrouwtjes van nauw verwante soorten wordt pas begunstigd door de natuurlijke selectie als de dieren elkaar wél te-

genkomen. Is hybridisatie schadelijk, dan komt er een selectiepremie te staan op het vermijden ervan. Alleen in gebieden waar de verspreiding van mannetjes en vrouwtjes van nauw verwante soorten samenvalt, zal er een druk zijn op het ontwikkelen van discriminerende signalen. Verschillen in lichaamskleur, baltsbewegingen, geluiden of geuren zullen specifieker worden. Dat is althans de voorspelling van de neodarwinistische theorie. De signalen moeten specifiek worden, of anders gaan er genen lekken van de ene soort naar de andere en vice versa. Het voorspelde verschijnsel heet reproduktieve kenmerkverschuiving en er zijn voorbeelden van, al zijn het er verrassend weinig. Bekend is het voorbeeld van twee nauw verwante paddesoorten. In gebieden waar maar een van de twee soorten voorkomt, fluiten de mannetjes er vrijblijvend op los om vrouwtjes te lokken. Het gefluit van de mannetjes van beide soorten is in streken waar maar een van beide paddesoorten voorkomt, bijna niet uit elkaar te houden. Maar in gebieden waar de mannetjes van beide soorten door elkaar heen voorkomen, wordt het gefluit specifieker en herkennen de vrouwtjes het gefluit van hun eigen mannetjes.

Paterson heeft er terecht op gewezen dat de term ‘isolerend mechanisme’ ongelukkig gekozen is. Er is geen enkele reden om aan te nemen dat mannetjes en vrouwtjes van een zelfde soort die voorkomen in twee geografisch gescheiden populaties, isolerende mechanismen zouden ontwikkelen omwille van het reproduktief geïsoleerd-raken zelf. Het ontstaan van soorten is geen doel op zich. Nieuwe soorten ontstaan als gevolg van een passief proces, dat niet gericht is op enig doel in de toekomst.

Een ander misverstand is dat diergroepen die opvallen door een hoge produktie van nieuwe soorten, meer ‘succes’ zouden hebben, dan dieren die verenigd blijven in een enkel genenreservoir. Een waardeoordeel als ‘succesvol’, of ‘niet-succesvol’ heeft geen enkele betekenis zolang ‘succes’ niet gedefinieerd is. Wordt met ‘succes’ bedoeld dat in die diergroep meer soorten ontstaan, dan is de bewering een tautologie. Wie is succesvoller, de kosmopoliet die vertegenwoordigd wordt door een miljoen individuen, of honderd nauw verwante soorten die in hun verspreiding beperkt zijn tot een kleine gesloten wereld en elk vertegenwoordigd worden door maar tienduizend individuen? Wordt met ‘succes’ niet-uitsterven

bedoeld, dan zou de kosmopoliet achteraf gezien weleens de succesvolste van deze honderd en één soorten kunnen blijken te zijn.[60]

Paterson geeft een alternatief voor het isolatieconcept van de biologische soort. Het herkenningsconcept, waarin het specifieke partnerherkenningssysteem een centrale rol speelt. Het partnerherkenningssysteem wordt gedefinieerd als het op elkaar afgestemd zijn van het gedrag van de mannetjes en de vrouwtjes van een soort, waardoor ze elkaar herkennen als potentiële partners. Alle mobiele dieren beschikken over zo'n herkenningssysteem; alle mogelijke signalen en combinaties van signalen kunnen er deel van uitmaken. Als de zintuigen erop zitten te wachten, dan volgen de signalen vanzelf: kleuren, beweging, geuren en geluiden. Isolatieconcept en herkenningsconcept zijn op te vatten als twee kanten van dezelfde munt. Paterson en navolgers verwachten wonderen van het omdraaien van de munt. Ik niet, maar al levert het herkenningsconcept waarschijnlijk geen fundamentele doorbraak op in de visie op soortvorming, het is wel verfrissend gebleken het probleem te kantelen.

Hoe ontstaan nu uit individuen met partnerherkenningssysteem A individuen met partnerherkenningssysteem B? Met andere woorden: hoe ontstaan nieuwe soorten?

## Het vrouwenmeertje

Samen met een bezoekster sta ik op de Luguruberg.

'Het fascinerendste heb ik altijd gevonden dat die soortenzwerm kon ontstaan, terwijl het meer intussen een bassin bleef,' zegt zij.

Ik wijs naar het vrouwenmeertje dat van de Mwanzagolf gescheiden is door een dicht papyrusmoeras. 'Dat is niet het geval,' antwoord ik. 'Het meer is niet altijd een bassin gebleven. Perifere meertjes zoals het vrouwenmeertje daar in de verte komen op veel plaatsen voor en zijn er waarschijnlijk ook vroeger geweest. In die meertjes ontstaan nieuwe furusoorten. Het zijn ideale plaatsen voor soortvorming naar klassiek model.'

'Waar hebben jullie het dan nog over?' reageert mijn gast teleurgesteld: 'Zijn jullie hier om neodarwinistische invuloefeningen te doen?'

‘We zijn hier om uit te zoeken hoe het zit. Als de oplossing klassiek is hebben we pech gehad.’

Hoe verloopt soortvorming naar klassiek model? Het idee is als volgt: een deel van de individuen van een soort raakt gescheiden van de rest door een onvoerkomelijke geografische barrière. Een stuk land wordt versneden door het ontstaan van een rivier. Landdieren die noch kunnen zwemmen noch kunnen vliegen, raken zo geïsoleerd van hun soortgenoten aan de overzijde van de rivier. Het verrijzen van een gebergte kan een zelfde effect hebben. Wanneer de lokale omstandigheden verschillen aan weerszijden van de barrière, raken de individuen op den duur lokaal aangepast. Verdwijnt de barrière weer (de rivier droogt uit, de bergen slijten af), dan wordt het contact eventueel hersteld, maar inmiddels kunnen de individuen van beide populaties zo sterk verschillend zijn geworden dat ze elkaar niet meer als soortgenoten herkennen. In dat geval zijn er twee nieuwe soorten ontstaan. Er is divergentie opgetreden van het partnerherkenningssysteem, die als neveneffect reproduktieve isolatie tot gevolg heeft. Soortvorming tengevolge van een geografische barrière heet allopatrisch (van het Griekse *allos patria* = ander vaderland). Bij veel diergroepen zijn op deze manier soorten ontstaan, ook bij furu.[56]

Ook binnen een onversneden gebied kunnen populaties voorkomen waarvan de individuen niet of nauwelijks met elkaar in contact staan. Al is er ogenschijnlijk geen sprake van barrières, soms zijn die er wel degelijk. Een chemische barrière bijvoorbeeld kan twee populaties even effectief gescheiden houden als een rivier of gebergte. Soms ook zijn dieren sterk gebonden aan een bepaald type ondergrond. In het Malawimeer is dat goed te zien op plaatsen waar een rotskust is onderbroken door een strook zand. Bij de rotsen levende cichliden lijken magnetisch aan deze ondergrond gebonden. Zelfs een strook zand van maar enkele meters vormt een vrijwel onneembare hindernis. Als individuen aan weerszijden van zo'n strook zand ad hoc aangepast raken aan de omstandigheden, kunnen er op den duur twee nieuwe soorten ontstaan.

Greenwood ontdekte nieuwe soorten furu in het Nabugabomeer in Oeganda. Dit meertje is van het Victoriameer gescheiden door een zandrug. Het is net zo'n perifeer meertje als het vrouwenmeertje. Er komen vijf soorten furu voor die nergens anders te

vinden zijn. Greenwood meende van elke soort in het Nabugabomeer de meest nauwe verwant in het Victoriameer te kunnen aanwijzen. De Nabugabosoorten onderscheiden zich voornamelijk van hun zustersoorten in het Victoriameer door de kleuren van de seksueel actieve mannetjes. Waarschijnlijk zijn dit voorbeelden van klassiek allopatrische soortvorming. Helemaal zeker is zoiets nooit. Niemand weet of de Nabugabosoorten niet weer zullen mengen met soorten uit het Victoriameer wanneer het meertje ooit, in de toekomst, door het Victoriameer wordt opgeslokt.

De leeftijd van het Nabugabomeer werd op grond van $^{14}C$-datering van splinters verkoold hout geschat op ongeveer vierduizend jaar. Het ontstaan van vijf nieuwe soorten in een zo korte periode werd wel gezien als een voorbeeld van snelle soortvorming. Maar het kan sneller, aanmerkelijk sneller zelfs, zoals zal blijken uit de beschrijving van de soortvorming van cichliden in het Malawimeer.

Ongeveer veertienduizend jaar geleden was het waterpeil van het Victoriameer aanzienlijk lager dan nu. Misschien is het meer zelfs geheel drooggevallen. In dat geval zou de soortenzwerm van ruim driehonderd soorten binnen veertienduizend jaar zijn ontstaan. Maar al is het meer niet opgedroogd, dan is het in elk geval gefragmenteerd geraakt in kleine meren en poelen. De best denkbare omstandigheden voor het ontstaan van soorten volgens orthodox allopatrisch schema. Hoe vaak heb ik niet, zittend aan de rand van dit enorme bad, in gedachten het water laten weglopen en me afgevraagd waar die gescheiden poeltjes en meren zouden ontstaan. Fragmentatie van het meer in verschillende kleinere meren zou geschikte voorwaarden hebben geboden voor het ontstaan van de eerste furusoorten uit die ene vooroudersoort die in het meer plonsde. Vervolgens zouden in perifere meertjes als het vrouwenmeertje en het Nabugabomeer nieuwe soorten ontstaan kunnen zijn. Dat het waterpeil afwisselend stijgt en daalt is belangrijk, maar essentieel is de duur van de fragmentatie van het meer in verhouding tot de tijd die nodig is voor het ontstaan van twee nieuwe soorten.

Tegenhanger van het model van allopatrische soortvorming is het sympatrische model (*sympatria* = zelfde vaderland). Het idee is dat soorten ook zouden kunnen ontstaan zonder fysische of eco-

logische barrières tussen twee populaties.[61] Maynard Smith, een van de grootste mathematisch biologen van deze tijd, gaf een belangrijke impuls aan de theorievorming over sympatrische soortvorming. Hij maakte aannemelijk dat sympatrische soortvorming alleen onder uitzonderlijke omstandigheden kan plaatsvinden. Hoe kunnen er ooit twee nieuwe soorten ontstaan uit een oudersoort wanneer de reproducerende individuen van beide groepen steeds door elkaar heen voorkomen, elkaar tegen het lijf lopen, bij wijze van spreken hetzelfde bed delen? Wat zou individuen van de ene groep ervan weerhouden te paren met individuen van de andere groep? Bij planten en insekten komt sympatrische soortvorming regelmatig voor en dat betekent dat het geen zeldzaam verschijnsel is, want de wereld wordt voornamelijk door insekten bevolkt. Maar nog altijd duurt de discussie voort of sympatrische soortvorming bij gewervelde dieren meer is dan een theoretische mogelijkheid alleen.

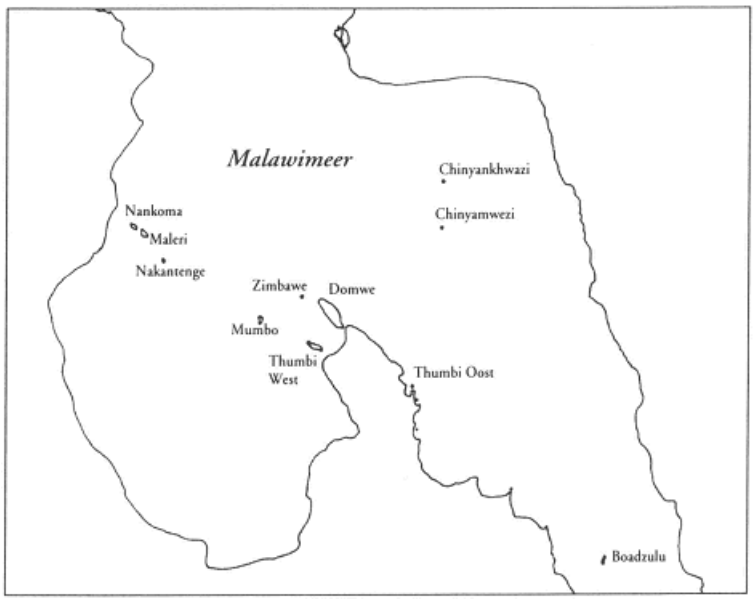
In twee kleine volgelopen vulkaankraters in Kameroen, Barombi Mbo en Bermin, komen respectievelijk elf en negen soorten cichliden voor. Hoogst waarschijnlijk zijn deze soorten in elk van beide meertjes uit een enkele vooroudersoort ontstaan. De nucleotidenvolgorde in het mitochondriaal DNA van deze visjes vertoont binnen elk van deze meertjes grote overeenkomst. De meertjes zijn zo klein en de ecologische omstandigheden zijn zo uniform dat deze visjes sympatrisch leven. Als er al een zekere ecologische scheiding tussen soorten zou bestaan, dan nog komen individuen van verschillende soorten elkaar regelmatig tegen. Het zou dus kunnen dat deze soorten sympatrisch zijn ontstaan.[62]

Vast staat dat er nieuwe soorten kunnen ontstaan zonder fragmentatie van een meer in kleinere meren. Soortvorming langs deze weg werd voor de cichliden van het Malawimeer beschreven. Een algemeen verbreid idee is dat met het ontstaan van twee nieuwe soorten duizenden of zelfs miljoenen jaren gemoeid zouden zijn. Dat idee is achterhaald. Soortvorming kan snel verlopen. Als het gaat om dieren met een korte generatieduur kan het proces zich zelfs binnen een mensenleven voltrekken. De rotsbewonende cichliden van het Malawimeer zijn daar een voorbeeld van.

## Eilanden: snelle soortvorming zonder geografische barrière

In het Malawimeer komen meer dan vijfhonderd soorten cichliden voor. Op vier na zijn deze soorten alle ontstaan in - en in hun verspreiding beperkt tot - dit ene meer. Er is een groep van ongeveer tweehonderd rotsbewonende soorten, die bekend zijn geworden als de *Mbuna*, de lokale naam voor deze dieren in het Chitonga. Een opvallende eigenschap van deze Mbuna is dat het slechte reizigers zijn. Nog een kenmerk: ze leggen voor een vis extreem weinig eieren. Bij sommige soorten legt een vrouwtje niet meer dan vijf of zes eieren per legsel. Een aantal dat past bij een vogel of een zoogdier, niet bij een vis. Die paar eieren zijn voor een visseëi wel groot, ongeveer zeven millimeter in doorsnee, en worden in de bek van de moeder uitgebroed.[63]

Evolutiebiologen richten hun onderzoek voornamelijk op deze dieren, omdat ze goed te volgen zijn. De dieren verplaatsen zich nauwelijks en het water is glashelder. Rotspartijen komen langs de




*Zuidelijk deel van het Malawimeer*

oever van het meer veel voor, maar gefragmenteerd. Overal zijn stukjes rotskust door andere habitats van elkaar gescheiden. Ook zijn er veel rotseilanden. De kleuren van de mannetjes verschillen van eiland tot eiland, maar vertonen bij een zelfde eiland een kleinere variatie. De taxonomische status van deze kleurvormen is vaker niet dan wel bekend. Zijn het kleurvormen van een zelfde soort, zijn het (al) biologische species? Vaststaat dat de genetische verschillen tussen Mbuna miniem zijn net zoals bij de furu uit het Victoriameer. Het kan haast niet anders of deze Mbuna zijn recent ontstaan.

Hoe geïsoleerder een strook rotskust of een eiland is, des te groter is de fractie soorten die alleen daar voorkomt en nergens anders: de endemen.[64] Op ver van de kust verwijderde eilanden, zoals Chinyankhwazi en Chinyamwezi is een groot deel van de soorten endemisch, maar de grootste fractie (dertien van de vijfendertig species) endemen in het zuidelijke deel van het meer herbergen de Maleri-eilanden, die twaalf kilometer verwijderd zijn van de dichtstbijzijnde rotsen. Bovendien hebben de meeste soorten die wel op andere plaatsen voorkomen, hier andere kleuren. Dit patroon maakt waarschijnlijk dat het verschil tussen habitats een belangrijke rol gespeeld heeft bij het ontstaan van nieuwe Mbunasoorten.

De situatie doet sterk denken aan de verspreiding van darwinvinken op de Galápagoseilanden. Ook daar zijn op verschillende eilanden endemische soorten ontstaan. Alleen is het aantal vinkesoorten (dertien) maar een fractie van het aantal Mbuna (circa tweehonderd). Hoe komt het dat die honderden soorten in een recent verleden ontstonden? Het Malawimeer is toch al vrij oud, in elk geval ouder dan een miljoen jaar.

Waarschijnlijk heeft ook hier, net zoals in het Victoriameer, het afwisselend stijgen en dalen van het waterpeil een essentiële rol gespeeld.[64] Vooral de recentste sterke daling kreeg aandacht van evolutiebiologen, vanwege de implicaties daarvan voor de ruimtelijke verspreiding van de Mbuna. Er werden geologische, hydrologische, palynologische, archeologische en historische gegevens verzameld met de bedoeling te komen tot een zo nauwkeurig mogelijke afbakening van die laatste periode met lage waterstand. Veel van de gegevens komen uit onverdachte bron. Ze werden oor-

spronkelijk verzameld door onderzoekers die geen idee hadden van het evolutionair spektakel dat zich onder water bij de rotsen voltrok.

Historische gegevens wijzen op extreem lage waterstanden in het begin van de negentiende eeuw. Een zekere Swann vermeldt in een publikatie uit 1894 dat hij reusachtige bomen zag staan in water van ongeveer een meter diepte aan de oevers van het Malawimeer. Op basis van de groeisnelheden van bomen kon worden bepaald dat het waterpeil vijftig tot honderd jaar achter elkaar heel laag moet zijn geweest. Die periode omvat het einde van de achttiende en het begin van de negentiende eeuw. Mondeling overgeleverde verhalen wijzen in dezelfde richting. De Ngonde-koning Mwangonde regeerde bij benadering van 1815 tot 1835. Het verhaal gaat dat hij door het noordelijke deel van het tegenwoordige Malawimeer naar het plaatsje Mwela wandelde om een vrouw, Mapunda, te trouwen.

Ook gegevens uit andere bronnen bevestigen de hypothese dat het einde van de achttiende en het begin van de negentiende eeuw uitzonderlijk droog waren. Als het werkelijk waar is, zoals Owen cum suis menen, dat het waterpeil ruim hondertwintig meter is gedaald, dan stonden veel van de rotseilanden met strikt endemische soorten tweehonderd jaar geleden kurkdroog. Cichliden die bij deze droogvallende rotsen leefden zijn gestikt, tenzij ze bijtijds vertrokken naar nattere oorden. Toch leven nu bij vrijwel elk rotseiland soorten die op geen enkel ander eiland voorkomen. De waarschijnlijkste verklaring hiervoor is, naar orthodoxe maatstaven gemeten, tamelijk verbijsterend: veel kleurvormen, maar ook biologische soorten zijn in minder dan twee eeuwen ontstaan. Dat betekent dat soortvorming snel heeft plaatsgevonden, in hoogstens een paar honderd generaties. Als snelle soortvorming ergens kan worden verwacht is het hier, binnen een archipel van kleine eilanden. Die verwachting is gebaseerd op rekenwerk van genetici.

Vergelijk twee theoretische populaties met een zelfde aantal dieren.[65] Een grote populatie bestaande uit dieren die voortdurend binnen elkaars bereik zijn, en een gefragmenteerde populatie met evenveel individuen. Er is een veel sterkere selectiedruk vereist om in de grote, continue populatie de frequentie van bepaalde gunstige maar zeldzame mutaties omhoog te brengen dan in de gefrag-

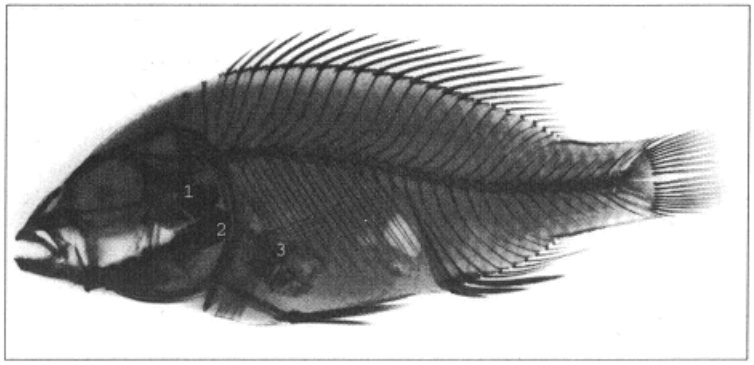
menteerde populatie. Elke neiging van een gunstig, maar zeldzaam gen om in een deel van de continue populatie te stijgen, wordt belemmerd door genenuitwisseling met individuen uit andere delen van de populatie, waar het gen zeldzaam is. Mutaties en zeldzame maar gunstige genencombinaties krijgen geen poot aan de grond. Een grote massa individuen heeft dus een conservatief effect. Vandaar dat evolutionaire experimenten, vernieuwingen, uitvindingen, zelden plaatsvinden in de meute.[66] Net als in de kunst is de kans op werkelijke vernieuwing veel groter in de marge, in de periferie van grote populaties of in gefragmenteerde populaties. Hoe effectiever de isolatie tussen dieren van verschillende eilanden is, des te gemakkelijker zullen gunstige maar zeldzame genen of genencombinaties in frequentie kunnen stijgen. In kleine populaties zoals de Mbunapopulaties op de rotseilanden in het Malawimeer, gaat bovendien het toeval een rol spelen. Hoe kleiner de populatie, des te groter is de kans dat de frequentie waarmee een bepaald gen voorkomt, door toeval, afwijkt van het gemiddelde dat in een grote populatie zou worden gerealiseerd. Het verschijnsel dat genfrequenties door het toeval verschuiven wordt genetische drift genoemd. Genetische drift, het door toeval genetisch 'afdrijven' van de norm, en natuurlijke selectie zijn beide van grote invloed op de evolutie van eilandvormen.[65]

Het ontstaan van verschillende kleurvormen van Mbuna is niet voorafgegaan door een radiatie die een groot aantal verschillende voedselspecialisten heeft opgeleverd. Ook zijn er geen aanwijzingen gevonden dat het ontstaan van kleurvormen samenging met de ontwikkeling van verschillende trofische vormen (zie hoofdstuk 7). Dit wijst erop dat voedselspecialisatie secundair is, dat wil zeggen pas na soortvorming op gang komt. Het betekent dat soortvorming en het uiteengroeien van populaties doordat ze lokaal aangepast raken, niet noodzakelijkerwijs hand in hand hoeven te gaan. Ook bij de furu in het Victoriameer vonden we aanwijzingen dat het zo gegaan zou kunnen zijn als bij de Mbuna.[67] De seksueel actieve mannetjes van verschillende soorten zoöplanktoneters hebben een specifiek kleur- en vlekkenpatroon. Ze baltsen op geografisch gescheiden plaatsen. Ze broeden gedurende perioden die elkaar maar gedeeltelijk overlappen en elke soort houdt er eigen pleegkamers op na om de jongen groot te brengen.

Sterke aanwijzingen dat het biologische species zijn. Jonge soorten weliswaar, maar niettemin soorten, geen kleurvormen, al zijn de morfologische verschillen nog zo miniem. Zouden de bekvormen van deze zoöplanktoneters over enkele duizenden jaren aanmerkelijk van elkaar verschillen? Gezien de grote verschillen tussen soorten in oudere zwermen zou dat me niet verbazen.

## Wat mist de longvis?

Opmerkelijk is dat het juist de furu zijn die gemakkelijk nieuwe soorten vormen. De aantallen soorten van andere gewervelde dieren vallen volledig in het niet bij furu. Zelfs andere groepen cichliden, zoals de tilapia's, zijn niet rijk aan soorten. Een levend fossiel zoals de longvis (Protopterus aethiopicus) is vermoedelijk weinig veranderd sinds het ontstaan van het Victoriameer en niet opgesplitst in - zelfs maar twee - soorten, terwijl ze toch een even lange periode doorbrachten in dezelfde gescheiden meren en poelen als de cichliden. De ruimtelijke kanten van het soortvormingsproces kunnen dus niet alles verklaren. Het kan niet anders of eigenschappen van de dieren zelf hebben een rol gespeeld. Een aantal van die eigenschappen kwam al ter sprake: de geringe neiging van veel soorten om zich te verplaatsen, de baltskleuren van de mannetjes, het bezit van nepeieren op de aarsvin, het kleine aantal nakomelingen dat uitgebreide ouderzorg krijgt. Deze eigenschappen werken het ontstaan van nieuwe soorten in elk geval niet tegen, maar het gaat me hier om iets anders. De cichliden - en ook veel andere Labroïden, waartoe de cichliden behoren - bezitten een vreemd voedelsopnameapparaat. Behalve een stel gewone kaken hebben ze ook nog twee ‘kaken’ in hun keel. De rijkdom aan cichlidensoorten zou te maken kunnen hebben met die keelkaken.[68] Niet zozeer met het bezit van keelkaken op zich, dat is niets bijzonders bij vissen, maar met de specifieke ophanging van die kaken aan spieren. Beschrijven hoe dat precies zit zou een te specialistisch verhaal worden. Van belang is dat de specifieke manier waarop die kaken in de bek hangen níeuw is en perspectief biedt. Een uitvinding. Een evolutionaire doorbraak. Het zou deze sleutelvernieuwing kunnen zijn die de weg heeft vrijgemaakt voor het bezetten van sterk uiteenlopende ecologische nissen. Met de keel-




*Slakkenkrakende furu met verzwaard keelkaakapparaat. Resten van slakkehuizen zichtbaar in de maag.*
*1. Bovenste keelkaak*
*2. Onderste keelkaak*
*3. Gekraakte slakken*

kaken die bezet zijn met tanden, kunnen prooien worden verwerkt waaraan een dier met gewone kaken niet hoeft te beginnen.

In evolutionaire zin zijn de gewone kaken en de keelkaken, voor zover mogelijk, hun eigen gang gegaan. Ze hebben zich onafhankelijk ontwikkeld. Opvallend is dat betrekkelijk onaanzienlijke vormveranderingen de mogelijkheid openen om sterk verschillende voedselnissen in te nemen, dat wil zeggen een volledig andere ecologische rol te gaan spelen. In elk van de Oostafrikaanse meren veroorzaakten de cichliden niet minder dan een ecologische revolutie, maar zoekend naar de achtergronden van die revolutie blijkt dat er geen ingrijpende anatomische verbouwingen voor nodig zijn geweest. Er is subtiel gebruik gemaakt van de ingrediënten (botten, spieren, pezen) die er waren. Dat wel, en de beschouwer van variaties op het basisthema vermoedt dat er een vernuftige architect aan het werk is geweest, die gegeven de ruimtelijke beperkingen zich er alles aan gelegen liet liggen om eruit te halen wat erin zat.

De Middenamerikaanse cichlide Heros minckleyi komt voor in twee gedaanten. De ene vorm heeft zware keelkaken die met stevige spieren zijn opgehangen. Op de keelkaken bevinden zich enorme afgeplatte tanden als molenstenen. De andere vorm heeft lichtgebouwde keelkaken vol kleine, scherpe tandjes en een minder sterk ontwikkelde musculatuur. Tussenvormen komen zelden

voor, de veelvormigheid ligt genetisch vast. Toen ik voor de eerste keer in hun bekken keek, kon ik nauwelijks geloven dat dieren van de twee vormen soortgenoten waren. De verschillen zijn groter dan tussen sommige furugeslachten in het Victoriameer. Liem en Kaufman deden experimenten over de voedselopname en prooiverwerking van beide vormen. Zolang voedsel niet beperkend was, gaven beide vormen de voorkeur aan zachte prooien boven harde, maar bij voedselschaarste beschikt de vorm met een verzwaard keelkaakapparaat over de mogelijkheid een voedselbron aan te boren die voor de tweede vorm niet te verwerken is, namelijk slakken met harde schelpen die gekraakt moeten worden. Waarom hebben dan niet alle individuen verzwaarde keelkaken als dat betere overlevingskansen biedt dan een onverzwaard keelkaakapparaat? Waarschijnlijk is er een *trade-off*. Een dier hangt letterlijk van architectonische compromissen aan elkaar.[69] Zo zal het bezit van zware keelkaken ten koste gaan van iets anders. Bijvoorbeeld ten koste van de efficiëntie waarmee insekten worden verwerkt.

De twee vormen van Heros minckleyi zouden zich kunnen bevinden in een eerste fase van een sympatrisch soortvormingsproces, dachten Liem en Kaufman. Op den duur zouden het twee soorten kunnen worden. Maar hoe zou er een voortplantingsbarrière tussen de twee vormen kunnen ontstaan? Uit een zelfde nest jongen komen dieren met zware en lichte keelkaken te voorschijn. De vormen komen dus dwars door elkaar voor. Er zou pas sprake zijn van twee soorten als dieren met zware keelkaken uitsluitend partners kiezen die ook zware keelkaken hebben en dieren met lichte keelkaken uitsluitend partners met lichte keelkaken.[70]

Er bestaat een verwante soort, Heros citrinellum, die net als Heros minckleyi in twee gedaanten voorkomt, met en zonder zware keelkaken. Toen ik over deze Middenamerikaanse soort las, dacht ik even dat de oplossing voor het raadsel van explosieve soortvorming was gevonden. Want bij deze soort gaat het bezit van lichte of zware kaken samen met een kleurverschil.[52] De ene vorm is geel, de andere zwart. Krijgen dieren de keuze uit twee partners, geel of zwart, dan kiezen ze voor hun eigen kleurvorm. Deze voorkeur is niet absoluut, maar net als elke andere eigenschap kan ook voorkeur evolueren. Alweer een van die zeldzame onderwerpen die aan Darwins aandacht ontsnapte. In de loop der

tijd zou de voorkeur voor een partner van dezelfde kleur absoluut kunnen worden en daarmee zijn de vormen dan soorten geworden.

Ik begon als een bezetene te zoeken naar equivalenten van dit geval in het Victoriameer, maar dit leverde niets op. Veelvormigheid van kleur is voor enkele Afrikaanse cichlidesoorten beschreven, maar in die zeldzame gevallen is er geen samenhang vastgesteld met veelvormigheid van de bouw van het voedselopnameapparaat. Een zelfde teleurstelling wachtte evolutiebiologen bij de andere Oostafrikaanse meren. Dit polymorfiemodel gaat zeker niet algemeen op voor de soortvorming van Afrikaanse cichliden.

## De nachtwaker

Op een morgen in april, juist als ik wil vertrekken naar het instituut, staat een van de nachtwakers van de missie voor de deur. Hij groet me vriendelijk en begint te grinniken. Ik vraag hem waar hij voor komt. ‘Het is weer zover, vadertje.’

‘Sorry?’

‘Dat begrijp je toch wel. Jij bent een goed mens. Een kind van God.’

‘Waaraan heb ik het te danken dat u me zo noemt?’

‘*Christmassi tena*, het is weer Kerstmis, vadertje. Ik kom mijn geld halen,’ zegt de nachtwaker. ‘En koffie en *halfcaki*, cake. Brood is ook goed, hoor.’

Op dat moment herinner ik me dat het eerste paasdag is. Ik maak een pakket voor de nachtwaker en dan drinken we koffie op het terras. Hij vertelt dat hij zich de tijd herinnert dat het retraitecentrum er nog niet was. Boven op de berg was alleen een kale rotsklomp, lager stonden bomen. Overal bomen. Er zaten veel hyena's. ‘Ik heb er zesentwintig vergiftigd.’

‘Zesentwintig,’ zeg ik.

‘Of drieëntwintig. Dat zou ook kunnen. In elk geval zijn er nu geen hyena's meer.’

‘Jawel, ik heb er gisteravond nog een gehoord.’

‘Een hyena? In zijn eentje zeker. Dat is geen hyena. Dat is een *mchawi*, een tovenaar. Die kan zichzelf veranderen in een hyena. Tovenaars genoeg.’

‘Wanneer was dat met die hyena's?’

‘Oh, lang geleden. Ik ben nu bejaard.’

‘Maar hoe oud bent u dan?’ vraag ik.

De nachtwaker kijkt om zich heen op de grond. Hij zoekt een stokje. Zodra hij dat gevonden heeft, trekt hij zijn broekspijp op. Hij krast in zijn donkerbruine scheenbeen onder elkaar de jaartallen 1984 en 1930, trekt er een streep onder en begint driftig te rekenen.

‘*Hamsini na nne*, vierenvijftig,’ zegt hij lachend.

Hij staat op, slingert het stokje triomfantelijk weg over zijn schouder en gaat er weer vandoor.

Ik besluit op deze mooie dag geen formaline te gaan snuiven, maar op het terras te blijven om na te denken en te luieren. Wat denk ik nu te weten en wat zou ik nog te weten willen komen over furu? Misschien krijg ik geen verlenging van mijn contract en dan zit ik volgend jaar weer thuis.

Een gedetailleerde stamboom van furu uit het Victoriameer is er nog altijd niet. Maar ik heb er wel vertrouwen in dat de moleculair biologen daar binnen afzienbare tijd mee komen. In elk geval is het hoogstwaarschijnlijk dat het gaat om een soortenzwerm. Al die visjes stammen af van een enkele vooroudersoort. Dat er eindeloos is gesleuteld en gegoocheld met de elementen waaruit furu zijn geassembleerd, is ook duidelijk. Anatomische innovaties, zoals de ophanging van de keelkaken, hebben mogelijk de weg vrij gemaakt voor vormradiatie. Talloze nieuwe vormen zijn in de loop der tijd gegenereerd en uitgetest. Het grootste deel van die experimentele vormen werd weggevaagd door natuurlijke selectie. Een kleine fractie bestaat op dit moment, maar dat zijn nog altijd honderden varianten. Een waanzinnig voorbeeld van adaptieve radiatie.

Ook ben ik ervan overtuigd geraakt dat het niet, zoals ik in het begin weleens dacht, een enkele soort is die zich in honderden gedaanten manifesteert, een supersoort met honderden maskers. Nee, het zijn werkelijk biologische soorten, al zijn ze nog zo jong. Soorten die genetisch sterker met elkaar verwant zijn dan een Afrikaan met een Europeaan.

Een deel van deze soorten ontstond vermoedelijk tijdens perioden dat het waterpeil zakte en het meer gefragmenteerd raakte.

Soortvorming naar orthodox model, klassiek allopatrisch. Een ander deel ontstond in perifere meertjes. En ten slotte is waarschijnlijk geworden dat er ook soorten ontstonden zonder dat daar een daling van het waterpeil aan voorafging. Populaties bij verschillende rotseilanden, in verschillende baaien of op verschillende waterdiepte zijn soms vergaand van elkaar geïsoleerd.[59] En sympatrische soortvorming? Ik ben nog altijd niet overtuigd, ook al is het voorbeeld van radiatie in de vulkanische kratermeertjes een sterke aanwijzing. Ik denk dat het bestaan van fysische of ecologische barrières een voorwaarde is voor het ontstaan van nieuwe furusoorten. Dat biologen deze barrières niet kunnen vinden, betekent niet dat ze er voor de visjes niet zijn. Tot zover ben ik ongeveer gekomen. Maar veel is me nog niet duidelijk. Hoe komt het bijvoorbeeld dat de mannetjes van furu groter zijn dan de vrouwtjes en waarom zijn alleen zij opzichtig gekleurd? Natuurlijke selectie werkt in grote lijnen, met dezelfde hevigheid in op de mannetjes en de vrouwtjes van een soort. Maar dat kan bij het ontstaan van deze seksegebonden verschillen niet het geval zijn geweest. Als natuurlijke selectie al verantwoordelijk is voor de evolutie van deze verschillen, dan moet het selectie in een bijzondere gedaante zijn geweest. Een vorm van selectie die juist níet met dezelfde hevigheid inwerkt op beide seksen; de seksuele selectie die door Darwin (in 1871) werd verheven tot een op zichzelf staande categorie.[71] Zou concurrentie van mannetjes om vrouwtjes de drijvende kracht kunnen zijn achter het ontstaan en gehandhaafd blijven van deze seksegebonden verschillen? Of is de evolutie van deze secundair seksuele geslachtskenmerken het gevolg van partnerkeuze door vrouwtjes? Vrouwtjes die mannetjes kneden naar eigen idee? Wat is daarvan waar? Ruim een eeuw nadat Darwin publiceerde over seksuele selectie, bijna een halve eeuw na de mathematische uitwerking van zijn ideeën door Fisher,[72] begint het me te dagen.

Spelen mannetjes een rol die voor een belangrijk deel door vrouwtjes is afgedwongen? Hoe belangrijk was seksuele selectie in de evolutie van furu?[52] Voor het ontstaan van de eerder genoemde verschillen tussen de seksen? Voor de vorm die paarsystemen aannemen? Voor het ontstaan van nieuwe soorten? Divergentie van het partnerherkenningssysteem in verschillende populaties van een soort kan razendsnel ontstaan wanneer er sterke seksuele se-

lectie plaatsvindt.[73] Ik ben nog wel even bezig. Hier heeft een hele groep biologen tientallen jaren werk aan en ik heb nog geen woord gezegd over gemeenschapsecologie. Het is me nog altijd een raadsel hoe een zo groot aantal soorten van een zelfde trofisch type naast elkaar kan voortbestaan zonder dat concurrentie om ruimte of voedsel een deel van hen fataal wordt. Is er structuur in deze ingewikkelde furugemeenschappen of zwemmen de dieren chaotisch door elkaar heen? Waar moet ik beginnen? Het is zo'n ingewikkeld ecosysteem. Een meer als een zee. Ondoorzichtig als erwtensoep. Daarin laten Mhoja, Elimo en ik eens in de week op een bepaalde plek een net zakken. Dat slepen we een tijdje achter ons aan, we halen het weer op en dan hebben wij een emmertje vis. Vervolgens pak ik een thermometer en steek hem diep in het meer. En als ik dat maar vaak genoeg doe, snap ik binnenkort hoe evolutie werkt.

## Eindnoten:

53 T. Goldschmidt, J. de Visser (1990). On the possible role of egg mimics in speciation. *Acta. Biotheor.* 34:125-134.

54 A. Cohen, M. Johnston (1987). Speciation in brooding and poorly dispersing lacustrine organisms. *Palaios* 2:426-435.

55 H.E.H. Paterson (1985). The recognition concept of species. In: E.S. Vrba (ed.): *Species and Speciation*. Transvaal Museum, Pretoria, RSA, p. 21-29.

31 C. Darwin (1859). *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favored Races in the Struggle for Life*. John Murray, Londen. Vertaling: (1871). *Het ontstaan der soorten*. Gebr. E. & M. Cohen, Arnhem-Nijmegen.

56 E. Mayr (1963). *Animal Species and Evolution*. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass.

57 M.D. Crapon de Caprona, B. Fritzsch (1984). Interspecific fertile hybrids of haplochromine Cichlidae (Teleostei) and their possible importance for speciation. *Neth. J. Zool.* 34:503-538.

58 J. Goodall (1986). *The Chimpansees of Gombe*. Harvard Univ. Press, Cambridge.

65 V. Grant (1985). *The Evolutionary Process. A Critical Review of Evolutionary Theory*. Columbia Univ. Press, Columbia.

55 H.E.H. Paterson (1985). The recognition concept of species. In: E.S. Vrba (ed.): *Species and Speciation*. Transvaal Museum, Pretoria, RSA, p. 21-29.

59 R.J.C. Hoogerhoud, F. Witte, C.D.N. Barel (1983). The ecological differentiation of two closely resembling *Haplochromis* species from Lake Victoria (*H. iris* and *H. hiatus*; Pisces, Cichlidae). *Neth. J. Zool.* 33:283-305.

60 A.J. Ribbink (1994). Alternative perspectives on some controversial aspects of cichlid fish speciation. In: K. Martens, G. Coulter en B. Goodesis (eds.): *Conference Volume on Speciation in Ancient Lakes* (ter perse).

56 E. Mayr (1963). *Animal Species and Evolution*. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass.

61 M.J.D. White (1978). *Modes of Speciation*. W.H. Freeman and Company, San Francisco.

62 U.K. Schliewen, D. Tautz, S. Paabo (1994). Sympatric speciation suggested by monophyly of crater lake cichlids. *Nature* 368:629-632.

63 E.K. Balon (1985). *Early Life Histories of Fishes. New Developmental, Ecological and Evolutionary Perspectives*. Dr W. Junk Publishers, Dordrecht.

64 R.B. Owen, R. Crossley, T.C. Johnson, D. Tweddle, I. Kornfield, S. Davison, D.H. Eccles, D.E. Engstrom (1990). Major low levels of Lake Malawi and their implications for speciation rates in cichlid fishes. *Proc. R. Soc. Lond.* 240:519-553.

64 R.B. Owen, R. Crossley, T.C. Johnson, D. Tweddle, I. Kornfield, S. Davison, D.H. Eccles, D.E. Engstrom (1990). Major low levels of Lake Malawi and their implications for speciation rates in cichlid fishes. *Proc. R. Soc. Lond.* 240:519-553.
65 V. Grant (1985). *The Evolutionary Process. A Critical Review of Evolutionary Theory*. Columbia Univ. Press, Columbia.
66 D. Hillenius (1976). *De vreemde eilandbewoner*. Arbeiderspers, Amsterdam.
65 V. Grant (1985). *The Evolutionary Process. A Critical Review of Evolutionary Theory*. Columbia Univ. Press, Columbia.
67 T. Goldschmidt, F. Witte (1990). Reproductive strategies of zooplanktivorous haplochromine cichlids (Pisces) from Lake Victoria before the Nile perch boom. *Oikos* 58:356-368.
68 K.F. Liem, J.W.M. Osse (1975). Biological versatility, evolution and food resource exploitation in African cichlid fishes. *Am. Zool.* 15:427-454.
69 P. Dullemeijer (1974). *Concepts and Approaches in Animal Morphology*. Van Gorcum, Assen.
70 K.F. Liem, L.S. Kaufman (1984). Intraspecific macroevolution: functional biology of the polymorphic cichlid species *Cichlasoma minckleyi*. In: A.A. Echelle, I. Kornfield (eds.): *Evolution of Fish Species Flocks*. Univ. of Maine at Orono Press, Orono, Maine, p. 203-215.
52 K.R. McKaye (1991). Sexual selection and the evolution of the cichlid fishes of Lake Malawi, Africa. In: M.H.A. Keenleyside (ed.): *Cichlid Fishes, Behaviour, Ecology and Evolution*. Chapman and Hall, Londen, p. 241-257.
59 R.J.C. Hoogerhoud, F. Witte, C.D.N. Barel (1983). The ecological differentiation of two closely resembling *Haplochromis* species from Lake Victoria (*H. iris* and *H. hiatus*; Pisces, Cichlidae). *Neth. J. Zool.* 33:283-305.
71 C. Darwin (1871). *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*. John Murray, London. Vertaling (1871). *De afstammeling van den mensch en de seksueele teeltkeus*. Gebr. E. & M. Cohen, Arnhem-Nijmegen.
72 R.A. Fisher (1930). *The Genetical Theory of Natural Selection*. Dover, New York.
52 K.R. McKaye (1991). Sexual selection and the evolution of the cichlid fishes of Lake Malawi, Africa. In: M.H.A. Keenleyside (ed.): *Cichlid Fishes, Behaviour, Ecology and Evolution*. Chapman and Hall, Londen, p. 241-257.
73 W.J. Dominey (1984). Effects of sexual selection and life history on speciation: species flocks in African cichlids and Hawaiian *Drosophila*. In: A.A. Echelle, I. Kornfield (eds.): *Evolution of Fish Species Flocks*. Univ. of Maine at Orono Press, Orono, Maine, p. 231-249.

## 6 De bruidsschat: seksuele selectie en seksegebonden verschillen

Volwassenen die niet voortdurend bezig zijn nageslacht te verwekken of volledig in beslag worden genomen door de opvoeding van kinderen of kleinkinderen, hebben hier weinig sociale status. Een kinderloze Tanzaniaanse vrouw telt nauwelijks mee. Wanneer een vrouw haar eerste kind krijgt, verliest ze haar naam. Voortaan zal ze de naam van het kind dragen, voorafgegaan door mama. Blijft een man kinderloos, dan loopt hij gevaar een schertsfiguur te worden: ‘All that meat but no potatoes, throw it to the alligators.’ Bij de zwervers is het al niet anders. Ook zij werpen, aangemoedigd door de Afrikanen, het ene na het andere kind en worden juichend opgenomen in de telende meute.

Mahella, een meisje dat me enige weken lang bijna dagelijks opzocht, meent dat er iets grondig mis met me is. Zij heeft Levocatus toevertrouwd hoe ze over me denkt: ‘Die jongen heeft een ziekte of het is een pater.’

‘Mooie bloemen, mooie bloemen.’ Met die Nederlandse woorden begroette ze me, als ik stinkend naar formaline en met hoofdpijn van het determineren van vissen, microscopisch kleine kreeften en insekten thuiskwam. Ze droeg altijd hetzelfde strakke jurkje met een, gemeten naar de preutse lokale maatstaven, diep decolleté dat zicht gaf op twee dreigende borsten. Urenlang draaide ze om me heen met volle, gekrulde lippen. Zo uitdagend. Zo zinnelijk. Die prachtige peervormige billen. En ik mijn verlangens maar onderdrukken: opzoeken wat ‘peer’ is in het Swahili. 's Avonds kreeg ik haar bijna niet weg. Ik begon haar te bewonderen: zíj wist wat ze wilde, ík niet. Wanneer ik haar vroeg of het geen tijd werd om op te stappen, begon ze over gevaar op de weg.

Zij hoorde leeuwen, ik alleen nachtzwaluwen. Als ik haar dan naar huis bracht, zei ze mokkend dat ze door wilde rijden naar Nederland.

Nee, ik had er geen zin in. Dat wil zeggen, wel in seks, maar niet in een band. Was deze vrouw maar uit op mijn genen, maar daarom was het haar zeker niet alleen te doen. Mahella moest en zou een zwerver hebben. Zachtaardig of agressief, intelligent of stom, dik of dun, dat was van ondergeschikt belang. Het ging er niet in de eerste plaats om wie ze voor zich had, maar wat hij haar en haar nageslacht had te bieden: status, rijkdom, zekerheid. Maandenlang probeerde ik erachter te komen of vrouwelijke furu met zorg hun partner kiezen of in zee gaan met het eerste het beste mannetje, maar zodra de dieren in de aquaria mijn voetstappen hoorden, verdween hun seksuele aandrang volledig. Ze hielden zich gedeisd achter een steen en staarden me aan, wachtend op het moment dat ze weer van me af zouden zijn. Maar ik was nog niet thuis of het begon: ‘Mooie bloemen, mooie bloemen.’

Als Mahella een zwerver aan zich zou weten te binden, maakte ze goede kans het verder te redden, in materiële zin dan. Een beetje zwerver staat garant voor een stortvloed aan apparaten: ijskasten, vrieskisten, cassetterecorders, transistorradio's, ventilatoren. Een zwerver is een importbureau, een levensverzekering, een steun voor het nageslacht. Met een zwerver vlieg je naar opwindende oorden als Hillegom. De plaats waar een zuster van Mahella ooit neerstreek in de doorzonwoning van een Nederlandse arts. Midden in een zee van bloemen in een gebied boordevol zwervers. Ideaal. Ze was er zelf drie weken geweest en kwam terug met een fotoalbum: Mahella naast een goed gevulde ijskast. Ze houdt stralend de deur open. Mahella gebogen over een stereotoren, ze zet een grammofoonplaat op... Mahella gezeten achter een elektrische naaimachine...

Maar heeft een Tanzaniaanse vrouw eenmaal een partner gekozen, is de man van haar keuze door haar familie goedgekeurd en heeft hij de bruidsschat betaald, blijf dan liever uit de buurt van zo'n afbetaalde vrouw. ‘*Hodi, hodi*, volk,’ werd er op een morgen bij de deur geroepen. Ik liep naar buiten en trof een potige man van een jaar of veertig. Ik zag hem voor het eerst, maar hij zei me te kennen: de bestuurder van de landrover die regelmatig mensen

een lift geeft op het traject tussen Mwanza en Nyegezi.

Ik schoot direct in mijn rol van bescheiden weldoener: ‘Het zou toch onzinnig zijn mensen uren op de bus te laten wachten, terwijl ik met een lege... Nee, dat spreekt vanzelf.’

‘Oh ja, spreekt dat vanzelf?’ antwoordde de man fel. ‘Besef je wat ik voor die vrouw betaald heb?’

Ik had zelfs geen idee over wie hij het had.

‘Die vrouw heeft me honderdduizend shilling gekost, zwerver. Die heb ik niet betaald om haar elke namiddag met jou te zien aankomen. Laat ik het niet weer merken...’ Vloekend liep hij weg, nog voordat ik mijn onschuld aannemelijk had kunnen maken.

Ik had inmiddels begrepen wie hij bedoelde. Een vrouw die in Nyegezi werkt en elke middag na kantoortijd teruglift naar de stad. Moet ik dat peperdure, zwaarbebilde schommeltje voortaan voorbijrijden? Dat zou te pijnlijk zijn. Ze is zo vriendelijk. Ik zal haar vragen wat ze er zelf van vindt.

Keer op keer veroorzaak ik, zonder dat ik het in de gaten te heb, drama's tussen echtelieden, of heb ik het al voor ze verknald nog voordat ze elkaar hebben gevonden. Het zal de slachtoffers een zorg zijn, maar ik steek er veel van op. Ik leer van de Afrikanen zeker zoveel over seksuele selectie als door het turen naar de visjes. Hoe pijnlijk de hierna volgende tragedie over partnerkeuze was, vermoed ik nu pas, jaren later.

Ik doe mijn best mijn bezit te beperken en het zeker niet te etaleren, maar er is geen beginnen aan: een huis van steen, aansluiting op het elektriciteitsnet, sanitair, een auto. Dat zijn voor veel Tanzanianen onbereikbare idealen. Het huis is naar mijn idee zo goed als leeg, maar de vissersjongens wekken de indruk een schatkamer te betreden wanneer zij hier komen eten of koffie drinken: in het centrale vertrek staat een eenvoudige houten tafel, waaraan een bureaulamp is geklemd. Daarop staan de cassetterecorder en een felrood beschuitblik waarover Mhoja me bekende te fantaseren: als hij dat eens zou kunnen krijgen wanneer ik terugga naar huis. Terwijl hij dat zei, zag ik dat blik voor het eerst. Om de tafel staan enkele houten stoelen en twee krukjes. De muren zijn kaal en wit. Op een houten richel staat een opengeslagen boek. De afbeelding

van een schilderij: gele man met karretje. Daarmee steek ik niemand de ogen uit.

Elimo voelt feilloos aan dat ik me schaam en profiteert daarvan door me allerlei karweitjes te laten opknappen. Pas nog vroeg hij me mee te gaan naar het ouderlijk huis van Maisha, naar wier hand hij dingt.

Maisha woont in een afgelegen dorpje zeker honderd kilometer verderop. 'Waarom moet ik eigenlijk mee?' wilde ik weten.

'Omdat ik een nijlbaars, zo groot als een geit, ga brengen en een zware zak rijst. Er komt daar geen bus. Nemen we de landrover?'

We spraken een datum af en op de afgesproken zaterdagmorgen stond Elimo met een neef voor de deur.

Die dag komen we na een tocht van enkele uren bij een lemen woning aan de rand van het dorp. Maisha maakt een zenuwachtige indruk. Ze stelt ons voor aan een vrouw die ons verzoekt plaats te nemen op een smalle bank in een donker gangetje en daar te wachten. Elimo en zijn neef fluisteren tegen elkaar. Liggen de vis en de rijst nog in de auto? Waar is Maisha gebleven? Ik besluit me er niet mee te bemoeien.

Vanuit het gangetje is een deel van het erf te zien. Op rechthoekige matten liggen brokken cassave te drogen. Er scharrelen vette loopeenden, de mannetjes met overdadige roze vleeslellen rondom hun snavel. Ze lopen in de richting van twee voorouderhuisjes, open constructies van takken die in een cirkel in de grond geplant staan en aan het boveneinde zijn samengebonden. Deze luchtige bouwsels bieden een onderkomen aan de *masamva*, de voorouders, die minstens even aanwezig zijn als de levenden. Als ik opsta om de huisjes beter te bekijken, dringt Elimo erop aan dat ik blijf zitten. Eindelijk een dag vrij en waar kom ik terecht? In een donker gangetje waar een bedwelmende lucht hangt. Van alles zit erdoorheen: houtvuur, zweet, olie, kardemom, kip, mango en veel dat ik niet thuis kan brengen. Tegen de lemen muur hangen een kaart van Azië en een reclame voor haardrogers. Het gonzende geluid van een zwerm bijen komt snel dichterbij, bereikt een kort hoogtepunt en weg is het weer. Ik loop naar buiten. Bij de voorouderhuisjes in de buurt zijn enkele keien tegen elkaar aan geschoven. Ernaast liggen een mango en drie limoenen.

Als Elimo mijn naam roept, keer ik terug naar het gangetje. De betekenis van de configuratie van stenen en vruchten is me niet duidelijk, maar ik voel wel dat ik er beter niet naar vragen kan. Onze gastvrouw zet aluminium-bakjes met water neer om onze handen te wassen en een meisje brengt eten binnen: rijst en bladgroente met kip.

'Zullen we na het eten weer eens opstappen?' stel ik geeuwend voor.

'*Bado*, nog niet,' zegt Elimo op besliste toon. Elimo en zijn neef eten zwijgend zonder me aan te kijken.

Kon ik het water maar op om furu te verzamelen. Ik wil verder met de eivlekken, die haast een obsessie voor me vormen. Sommige biologen betwijfelen of seksuele selectie een rol heeft gespeeld in de evolutie van furu. Onbegrijpelijk vind ik dat telkens weer. Een enkele blik op een eivlek en die twijfel zou toch moeten verdwijnen. Want hoe zouden deze nepeieren op de aarsvin van de mannetjes anders dan door seksuele selectie ontstaan kunnen zijn? Dat moet het werk zijn geweest van vrouwtjes die uit het mannetjesaanbod juist de mannetjes kozen met de best gelijkende nepeieren. Maar er is wel iets vreemds aan de hand.

Mannelijke furu uit diep en troebel water hebben eivlekken die aanmerkelijk groter zijn dan de eieren, terwijl de vlekken van mannetjes in doorzichtige woongebieden tamelijk precies de afmetingen van de eieren nabootsen, of kleiner zijn dan de eieren.[81] Vooral soorten die gebonden zijn aan de rotsen hebben kleine vlekken, terwijl deze vissen juist groot van stuk zijn. Ethelwynn Trewavas, kenner van Afrikaanse vissen, publiceerde ooit over furu die ze aantrof in de maag van een aalscholver. Dat waren voornamelijk felgekleurde mannetjes geweest. Zouden aalscholvers een selectiedruk vormen die medebepalend is voor het uiterlijk van de eivlekken van de rotsbewonende furu? Het water bij de rotsen is betrekkelijk helder, tenminste bij andere leefgebieden in het Victoriameer vergeleken. 'Worstelen' de soorten uit dit 'heldere' water soms met een conflict? Met het oog op levensbedreigende aalscholvers zijn ze hun opvallende vlekken misschien liever kwijt, maar om vrouwtjes aan te trekken in een situatie met scherpe concurrentie kunnen ze ook niet zonder. Vrouwtjes geven de voorkeur aan mannetjes met de grootste vlekken. Dat de eivlekken van de

rotsvissen niet groter maar juist kleiner zijn dan de eieren, zou het resultaat kunnen zijn van twee conflicterende eisen: aantrekkelijk zijn voor vrouwtjes en niet opvallend zijn voor aalscholvers? Een conflict tussen de eisen die seksuele en natuurlijke selectie stellen, uitmondend in een compromis. Er is iets dergelijks aan de hand bij guppen. In ultieme zin beïnvloeden viseters het kleur- en vlekkenpatroon van guppen. Komen er in een bepaald gebied weinig viseters voor, dan hebben mannelijke guppen meer en grotere kleurvlekken dan als de guppenpopulatie geteisterd wordt door veel viseters. Worden deze viseters weggevangen, dan veranderen de vlekken van de guppen door het wegvallen van deze selectiedruk. Vlekken worden in de loop van generaties talrijker en groter.[74]

Hoe zou ik deze ideeën kunnen toetsen? Eerst maar eens een jaar naar Japan om in een gemeenschap van traditionele vissers te leren vissen met afgerichte aalscholvers. Dan terug naar Nyegezi om met een kano bij de rotsen te gaan experimenteren met aangelijnde aalscholvers. Welke prooien zouden de aalscholvers uit het aanbod pikken? Ik zou van tevoren grote eivlekken op de vissen kunnen schilderen om na te gaan of ze daardoor meer gevaar lopen te worden gegrepen door een aalscholver. Eindelijk iets doen dat hout snijdt. Of toch niet? Ik vergeet de pelikanen: daar komen ze al aandobberen. Zwijgend, een hele groep met vuilwitte veren. Op weg naar het open meer komen ze langs de rotsen waar mijn beschilderde visjes huizen, verdwijnen gezamenlijk onder water en scheppen ze laconiek op met hun enorme snavels. Er komt niets van die experimenten terecht. Einde excursie Japan.

Het meisje haalt de borden weg en de gastvrouw vraagt ons mee te komen. We vertrekken naar een andere woning. Alweer worden we weggezet in een donker gangetje. Na ruim tien minuten wachten verzoekt de vrouw me mee te komen naar buiten. Elimo en zijn neef blijven achter.

Bij de deur van de woning staat een man met een stoppelige kin die met beide handen mijn rechterhand begint te kneden en ‘laat maar zitten’ zegt zonder dat ik te kennen heb gegeven op het punt te staan zijn voeten te kussen.

In de schaduw van een reusachtige mangoboom aan de rand van

het erf zit een gezelschap van een man of vijftien op de grond. Ze zijn van middelbare leeftijd of ouder. Een aantal van hen gaat gekleed in kaftan en draagt op het hoofd een geborduurd hoedje. ‘Laat maar zitten’ leidt me tot enkele meters voor het gezelschap en stelt me voor: ‘Dit is een van onze gasten uit Mwanza. We zijn verheugd dat hij ons dorp heeft willen vereren met een bezoek...’

Ik knik instemmend en loop naar het gezelschap onder de boom. Ik meen een van de mannen te herkennen en begroet hem: ‘Kahama!’

‘Kahama... Nee, ik ben Kahama niet,’ zegt de aangesprokene.

‘Oh, sorry. U woont hier mooi. Rustig zeker?’

De man die Kahama niet is antwoordt niet, pakt zijn stok en staat op. Hij legt zijn hand op mijn rug en brengt me terug naar de plaats voor het gezelschap waar ‘Laat maar zitten’ me eerder heen bracht. Hij kijkt me indringend aan en zegt plechtig: ‘*Tunasumbiri*, wij wachten. Het woord is aan onze gast.’

Hij maakt een lichte buiging in mijn richting en loopt waardig terug naar zijn plaats onder de boom.

Ik wil het gezelschap juist gaan bedanken voor de gastvrije ontvangst en iedereen een plezierige dag toewensen, als ‘Laat maar zitten’ naar me toe schuifelt en fluistert: ‘Vertel ons over jouw voorvaderen...’

Over mijn voorvaderen? Hoezo? Wat moet ik daarover vertellen? Ik weet er nauwelijks iets van: in 1860 kwam Calmon, mijn overgrootvader van vaders zijde, uit Duitsland naar Nederland en begon een azijnfabriek op de Weteringschans te Amsterdam. Wat kan hen dat schelen? Wat kon ik doen? Vertellen over Calmons neef, de talmoedist, die een boek schreef? *Ueber das Notwendigste*. Ik had het nooit in handen gehad. Het gezelschap werd rumoerig. Nu snel iets zeggen. Is in sommige talen het woord voor ‘welsprekend’ en ‘huwend’ niet hetzelfde? Er komt geen woord over mijn lippen. Ik weet niet waar ik beginnen zal en denk aan de afgelopen maanden. Daarom had Elimo die foto's laten maken. Daarom moest het per se in technicolor: Elimo geleund tegen de landrover met een gehuurd goudkleurig horloge om zijn pols. Vandaar die moddervette vis en de baal rijst en vandaar ook dat ik hier sta: om te imponeren.

Zoveel ogen als er op mij gericht zijn, met ten minste evenveel

ogen moet ik zien terug te kijken. Met de ogen van mijn voorvaderen, met die van mijn ouders, met eigen ogen. Hoe heb ik Elimo leren kennen? Hoe zie ik hem? Op grond waarvan durf ik hem aan te bevelen als echtgenoot van Maisha? Hoe kan ik Elimo's zaak redden? Waarom heeft hij me niet ingelicht? Niets vertelde hij me over wat ons te wachten stond. Dacht hij soms dat ik op de hoogte was? Op goed geluk begin ik te bazelen over voorvaderen die wijn lieten openstaan, intussen koortsachtig bedenkend wat ik kan zeggen om Elimo aan te bevelen. Waarom schieten me alleen verkeerde dingen te binnen, terwijl ik toch zo op hem gesteld ben. Hoe we af en aan reden naar het ziekenhuis, nu eens omdat hij een druiper had opgelopen, dan weer om een weke sjanker in de mond te laten behandelen. Kan ik hem eigenlijk wel aanbevelen? Daar wil ik al helemaal niet aan denken. Enkele *wazee*, bejaarde heren, staan op, knikken kort in mijn richting en verlaten het erf. Ik sla ruim een eeuw over en begin te ratelen over Elimo. Over zijn vriendelijkheid, intelligentie en humor, over zijn werkkracht... 'Dat ik er het volste vertrouwen in heb...' Het wordt steeds rumoeriger en weer verlaten enkele mannen het erf...

Tot zover het relaas over de tocht naar Maisha, die me weer bezighoudt sinds ik een neodarwinistische beschouwing las van Monica Borgerhoff-Mulder over partnerkeuze en bruidsprijzen bij de Keniase stam van de Kipsigis.[75]

In zijn inspirerende boek *Het zelfzuchtig erfdeel*, verdedigt Richard Dawkins de hypothese dat mensen, maar ook andere organismen slechts overlevingsapparaten zijn:

> *'Robots die zijn geprogrammeerd om blindelings de zelfzuchtige moleculen te conserveren die als genen bekend staan...' Wat probeert het zelfzuchtig gen te doen? 'Talrijker te worden in de genenpool. In wezen bereikt het dat doel door de lichamen waarin het zich bevindt zoveel mogelijk te programmeren op overleving en reproduktie (...) Een gen zou een replica van zichzelf kunnen steunen dat zich in een ander lichaam bevindt.' Maar bestaat er een manier waarop een gen zijn kopieën in andere individuen zou kunnen 'herkennen'? Jawel: 'Het is gemakkelijk te bewijzen dat naaste bloedverwanten*

> *een meer dan gemiddelde kans hebben gemeenschappelijke genen te bezitten. Het is allang duidelijk dat dit de reden is waarom ouderlijk altruïsme ten opzichte van eigen jongen zo normaal is. Maar R.A. Fisher, J.B.S. Haldane en in het bijzonder W.D. Hamilton beseften dat hetzelfde geldt voor andere naaste bloedverwanten - broers en zusters, oom- en tantezeggertjes, neven en nichten...'*[76]

Deze overwegingen leidden tot de formulering van een belangrijke hypothese: dieren stellen niet alleen alles in het werk om hun eigen overlevings- en reproduktiekansen zo groot mogelijk te maken, maar ook die van hun verwanten.[77] Ze maximaliseren niet per se hun eigen fitness, maar hun inclusieve fitness, dat wil zeggen de overlevings- en reproduktiekansen van henzelf en hun verwanten. Dit idee zou altruïstisch gedrag ten opzichte van verwanten kunnen verklaren. De verwachting is dat 'altruïsme' verder zal gaan naarmate de verwantschapsgraad groter is.

Voortbouwend op deze hypothese wilde Borgerhoff-Mulder een aantal specifieke evolutionaire voorspellingen toetsen bij de Kipsigis: betalen mannen meer koeien, geiten, schapen en sinds 1960 ook geld voor bruiden die het voortplantingssucces van de bruidegom zullen tillen naar een hoger dan gemiddeld niveau? Dat zijn in de eerste plaats meisjes met een hoge status, uit families die haar toekomstige gezin zullen steunen. Bij voorkeur meisjes die vroeg geslachtsrijp, gezond en niet-promiscue zijn en vooral geen kinderen hebben van andere mannen. Een vrouw met kinderen van een andere man heeft weliswaar bewezen vruchtbaar te zijn, een belangrijk argument om haar juist wel te kiezen, maar als ze voor de opvoeding van die kinderen opdraait, vormen ze een extra belasting voor de toekomstige bruidegom. Hij investeert in het grootbrengen van kinderen die niet verwant met hem zijn en dat werkt, in het perspectief van verwantenselectie, alleen maar in zijn nadeel. Borgerhoff-Mulder ontdekte dat mannen meer betaalden voor mollige vrouwen dan voor magere en vermoedt net als de mannen dat deze vrouwen gezonder waren. Er werd meer betaald voor meisjes die vroeg geslachtsrijp werden, wat naar neodarwinistische maatstaven terecht is, want deze vrouwen krijgen inderdaad enkele kinderen meer dan gemiddeld. Ook werd er veel

betaald voor vrouwen die van ver kwamen. Misschien omdat een man in de praktijk meer heeft aan een vrouw die hem en zijn huishouden volledig is toegewijd dan aan een echtgenote die daarnaast beschikbaar moet zijn om karweitjes op te knappen voor haar familie.[75]

Dat ik voor Elimo als referent had moeten optreden, begreep ik uiteindelijk, maar het was waarschijnlijk pijnlijker dan ik destijds besefte.

Het is niet gezegd dat het onderhandelen over de hoogte van de bruidsschat bij Kipsigis en Sukuma volgens hetzelfde protocol verloopt, maar ik vrees het ergste: bij de Kipsigis betaalt de vader van de bruidegom voor zijn zoon de eerste bruid; Elimo had geen ouders meer. De vader van de toekomstige bruidegom opent onderhandelingen over de hoogte van de bruidsschat. Hij doet een bod. Dit bod wordt nooit onmiddellijk geaccepteerd door de vader van de bruid. Zou 'Laat maar zitten' de vader van Maisha zijn geweest? Bestond het gezelschap onder de mangoboom uit gezaghebbende verwanten van Maisha: grootvaders, ooms, enzovoort? Bij de Kipsigis hoort de vader van de bruid verschillende kandidaten. In het geval van Maisha waren die er, herinner ik me. Vervolgens vraagt de vader van de bruid een prijs die hoger ligt dan het hoogste bod en wordt er met de verschillende kandidaten onderhandeld. Nu pas schiet me te binnen dat een jongere broer van Maisha herhaaldelijk op bezoek kwam in Nyegezi. Telkens weer bracht hij een of meer aardewerken potten mee. Helaas niet de traditionele potten waaruit een groot vormgevoel sprak, maar amorfe bierpullen. 'Made in Europe,' zei hij lachend bij de overhandiging van de eerste twee potten die ik kreeg. Tijdens zijn laatste bezoek vroeg hij: 'Kom je aanstaande zondag naar mijn ouders? Dan gaan jullie zitten, met elkaar praten en drinken. Alles is "nice and good". Er worden geschenken uitgewisseld...' Dan krijg ik zeker nog meer van die misbaksels, dacht ik. Ik heb er al zeven. Ik wil geen leverancier van westerse artikelen worden. Laat me met rust. Voortdurend wordt mijn werk onderbroken. Ik ben hier om iets te doen voor de fauna, niet om voor vreemden cassetterecorders en fototoestellen het land in te smokkelen. Nog altijd zie ik het gezicht van de broer van Maisha voor me; als van pijn vertrokken naar aanleiding van mijn weigering om zijn ouders te bezoeken.

En nu pas besef ik dat ik misschien als plaatsvervangend ouder van Elimo was uitgekozen. Als dat waar is - maar ik heb nog altijd geen gelegenheid gehad het een Sukuma te vragen - heeft die arme Elimo het slecht getroffen met zijn Wijze Witte Werkgever. Hij heeft Maisha ook niet gekregen. Op een dag, enkele maanden na onze tocht, vertelde hij op gelaten toon dat ze tientallen koeien had opgebracht.

## Terug naar de bron

Ik had willen schrijven over seksuele selectie bij furu uit het Victoriameer. Bij furu leveren de mannetjes aan de volgende generatie alleen een genetische bijdrage, maar verder niets: geen bruidsgiften, territorium of ouderzorg. Dat maakt deze visjes ideaal om na te gaan of vrouwtjes kiezen voor genen van hoge kwaliteit die feestelijk zijn verpakt in een driftig, mooi gekleurd mannetje. Als een furuvrouwtje geen genoegen neemt met de eerste de beste partner, maar een keuze maakt, dan kiest ze zuiver en alleen voor zijn genen. Op steun, bescherming of voedsel hoeft ze toch niet te rekenen. Ik zou willen weten of de verschillen in kleur en afmeting tussen furumannetjes en -vrouwtjes het gevolg zijn van seksuele selectie. Maar er is nog nauwelijks naar gekeken. De meeste furusoorten hebben nog niet eens een naam. Over cichliden in andere Oostafrikaanse meren is wat meer bekend, maar eigenlijk is er maar één diersoort waarbij de invloed van seksuele selectie tot op de bodem is uitgezocht en dat is de driedoornige stekelbaars (Gasterosteus aculeatus).

Zodra het over gedrag gaat, kan een bioloog nauwelijks om de stekelbaars heen. Alle mogelijke aspecten van dat dier zijn in de afgelopen eeuw bestudeerd en een belangrijk deel van de ethologische kennis stoelt dan ook op onderzoek aan dit visje. De stekelbaars is een modeldier voor ethologen geworden, net zoals de zilvermeeuw en de koolmees. Ook ik werkte aan stekelbaarsjes voordat ik, uit verlangen een onverstoord gebied te leren kennen, naar Tanzania vertrok. Met waarnemingen uit die tijd en met recent werk van anderen zal ik een aantal facetten van de seksueleselectietheorie illustreren. Zouden biologen zich storten op onderzoek van seksuele selectie bij furu, dan zou dat nog veel meer

opleveren dan het werk aan de stekelbaarzen, maar op het ogenblik is partnerkeuze door vrouwelijke stekelbaarzen het best uitgewerkte voorbeeld van seksuele selectie dat we hebben. Een noodgedwongen terugkeer dus naar een koud Nederlands plasje onder een egaal grijze hemel.

Ik heb bij Darwin (in *De afstamming van den mensch en de seksueele teeltkeus*) een fragment gevonden over de driedoornige stekelbaars:

> *De mannetjes van vele visschen vechten om het bezit van de wijfjes. Zoo is het mannetje van den driedoornigen stekelbaars beschreven als 'dol van vreugde', wanneer het wijfje uit haar schuilplaats komt en het nest in oogenschouw neemt, dat hij voor haar heeft gemaakt. Hij schiet in alle richtingen om haar heen... Men zegt, dat de mannetjes meer dan een wijfje hebben; zij zijn bijzonder moedig en strijdzuchtig, terwijl de wijfjes volkomen vreedzaam zijn. Zij vechten soms op wanhopige wijze; want deze strijders zitten soms gedurende verscheidene seconden aan elkaar vast, telkens over elkander heen tuimelende, tot hun krachten geheel schijnen te zijn uitgeput...*[71]

Het lezen van deze passage bracht me terug naar mijn verblijf op de Veluwe bij forellenkwekerij de Bron. Bij de ingang van deze kwekerij staat een reclamebord - ik heb het pas nog weer gezien - waarop wordt aangekondigd dat bezoekers op 'hengelsafari' kunnen gaan. Het voorlopige hoogtepunt van westerse beschaving. De hengelaar koopt drie levende forellen die uit een kweekvijver worden geschept en onmiddellijk weer worden losgelaten in de ruime 'safari'-vijver daarnaast. Vervolgens mag de hengelaar gedurende een halve dag proberen zoveel forellen terug te vangen als hij wenst. De bezoekers van de vijver zijn voornamelijk van het mannelijk geslacht. Velen hebben een zwakke gezondheid en gaan 'op safari' om tot rust te komen.

Om de paar uur komt er een moederlijke vrouw langs. Voor zich uit duwt ze een kruiwagen met blikken bier en worst. De 'safari'-gangers nemen daar veel van, om zich op te laden voor de jacht. Zodra ze zichzelf hebben volgedaan, verlaten ze hun canvasstoelen

en trekken erop uit. Driftig stappen ze met hun werphengels langs de met liesgras en zegge begroeide oevers, speurend naar de plaatsen waar de forellen zich ophouden. Daar vinden de snoeren van hun hengels elkaar blindelings en raken hopeloos verstrengeld. Rood aangelopen en scheldend passeren de hengelaars de uren, totdat de lieve mevrouw de gemoederen sust met meer worst en bier. Dit tafereel herhaalt zich dagelijks.

In deze omgeving doe ik, geknield langs de oever van de vijver, waarnemingen aan driedoornige stekelbaarzen die uit beken en sprengen hun weg vonden naar het voedselrijke water van de forellenkwekerij. Na jaren van opsluiting in een laboratorium is een vurige wens eindelijk werkelijkheid geworden. In het voetspoor van mijn grote voorbeeld Niko Tinbergen die heerlijke vrije natuur in. Voortbouwen op het werk dat hij voor de oorlog in Leiden begon en dat nog altijd wordt voortgezet.[78] Is dit niet waar ik jaren naar verlangd heb? Hoor ik soms geen spotvogel knarsen in de geschoren heg langs de vijver? Hoe prachtig bootst hij het piepen van de kruiwagen na. Wie zal langer knarsen, de laatste spotvogel of de laatste kruiwagen? Ik kijk nauwelijks om me heen zodat ik zo min mogelijk van de omgeving merk en concentreer me volledig op de strijd tussen de seksen die zich vlak onder de waterspiegel afspeelt.

Dicht langs de oever in ondiep, warm water liggen de territoria van de stekelbaarsmannetjes die fel worden verdedigd tegen indringers zoals andere stekelbaarzen, bermpjes en waterschorpioenen. Een enkele keer doemt aan de grenzen van een territorium het spookbeeld op van een forel. Dan deinst het mannetje terug en lijkt hij te bevriezen. Verschijnt er op de grens van zijn gebied een vrouwtje met een van eieren gezwollen buik, dan schiet hij agressief op haar af. Een rijp vrouwtje kan de agressie van het mannetje weerstaan. Ze vlucht niet, maar dobbert met geheven hoofd (de ‘kop hoog’-houding) rond op de grens van het territorium. Vervolgens prikt het mannetje haar herhaaldelijk zachtjes met zijn rugstekels. Net samen probeert hij al weer van haar los te komen. Het is de bedoeling dat ze op hem blijft wachten op de grens van het territorium, terwijl hij intussen zijn nest bezoekt en daar enkele nesthandelingen verricht. Daarna schiet hij heen en weer springend in haar richting. Baltst ze nog steeds goed mee, dan zal

hij haar leiden naar de opening van zijn tunnelvormige nest. Meestal volgt ze hem. Half onder het vrouwtje op zijn zijkant liggend, zal het mannetje proberen om haar ertoe te bewegen het nest in te kruipen. Doet zij dat, dan begint het mannetje met zijn bek sidderende bewegingen te maken tegen haar staartwortel, die nog net uit het nest steekt. Legt het vrouwtje vervolgens eieren af - anders dan bij muilbroeders een heel legsel tegelijk - dan verlaat ze daarna het nest. Nu kruipt het mannetje door de nesttunnel, bevrucht de eieren en jaagt het vrouwtje zijn territorium uit, als ze niet al uit eigen beweging verdwenen is.[79] Er is dus geen paarband. Al snel zal het mannetje proberen meer vrouwtjes naar zijn nest te leiden totdat het gevuld is met eieren. Dan bewaakt en verzorgt hij het broedsel gedurende ten minste een week, totdat de jongen zijn gebied verlaten.

Seksueel gemotiveerde mannetjes baltsen niet alleen voor rijpe vrouwtjes, maar voor alles waarin ze een rijp vrouwtje zien. Dat kan zelfs een luchtbel zijn wanneer hun opwinding maar groot genoeg is. Honderden uren heb ik gekeken hoe mannetjes vrouwtjes naar hun nest probeerden te lokken. Individuele vrouwtjes zijn veel lastiger te volgen dan de honkvaste mannetjes, want ze verplaatsen zich voortdurend. Ze dobberen van het ene naar het andere territorium en baltsen met de eigenaar. Ze laten zich naar de opening van zijn nest leiden, steken daar hun neus in, maar dan gebeurt er iets vreemds... Meestal vluchten ze weg in plaats van het nest in te kruipen en even later baltsen ze weer met een ander. Na enige tijd begon ik individuele vrouwtjes te herkennen en viel het me op dat ze herhaaldelijk terugkeren naar het nest van een zélfde mannetje. Oh god, daar heb je haar weer, dacht ik dan, maar het mannetje baltste met evenveel overgave als hij eerder had gedaan. Mannetjes zijn bereid elk goed baltsend vrouwtje te accepteren, maar vrouwtjes accepteren niet elk mannetje. ‘So these women are shopping around a long time before they finally make their choice,’ concludeerde de Schotse vrouw van een hengelaar, nadat ik haar verteld had waar ik naar keek. Dat had ze goed gezien.

In een zelfde tijdspanne kan een mannetje een veel groter aantal nakomelingen produceren dan een enkel vrouwtje. Een vrouwtje kan maar een beperkt aantal eieren leggen, terwijl een enkel mannetje vele legsels in zijn nest kan verzamelen en meerdere nesten

per seizoen kan hebben. Maar zo succesvol zijn lang niet alle mannetjes. Er is een grote variatie in het aantal nakomelingen van verschillende mannetjes. Ze concurreren onderling hevig om de beperkt aanwezige rijpe vrouwtjes. Er is intraseksuele selectie en er staat een premie op een zekere agressiviteit. Mannetjes met een te laag agressieniveau zijn niet in staat een flink territorium te verdedigen, terwijl dat wel gewenst is. Want een groot territorium is bijna een garantie voor een hoog voortplantingssucces, doordat baltsen minder vaak worden verstoord door rivalen.[80] Het is deze vorm van selectie waaraan leden van dezelfde sekse elkaar blootstellen, die bij veel diersoorten leidde tot de evolutie van bewapening en structuren die bescherming bieden (scherpe horens, stekels, dikke huiden). Tegelijkertijd staan mannetjes bloot aan interseksuele selectie, de sterke selectiedruk die vrouwtjes uitoefenen door kieskeurig te zijn. Seksuele selectie kan leiden tot het ontstaan van secundaire geslachtskenmerken die, anders dan met het oog op de voortplanting, nadelig voor het dier zijn en soms letterlijk een last vormen. En vaak komt seksuele selectie met natuurlijke selectie sensu stricto in conflict, zoals bij de eerder genoemde guppies en eivlekken van furu:[74] seksuele selectie begunstigt overdrijving van kenmerken zoals opvallende kleuren en geluiden, feromonen, lellen, kammen, lange staarten, terwijl natuurlijke selectie in de beperkte betekenis deze ontwikkelingen tegengaat. Want opvallende kenmerken maken een mannetje behalve imponerend (voor andere mannetjes) en aantrekkelijk (voor vrouwtjes), ook kwetsbaar voor roofvijanden. Gevallen waarin opvallende kleuren giftigheid adverteren en het dier juist minder kwetsbaar maken, vormen een kleine minderheid.

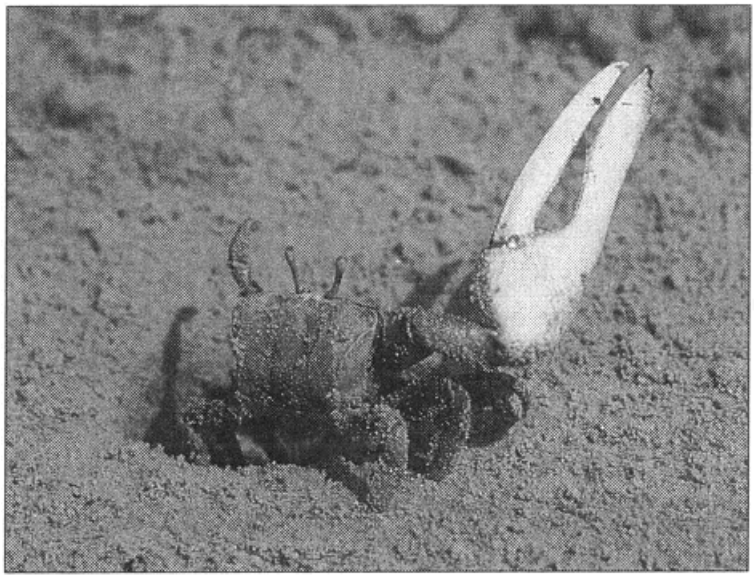
Vrouwelijke stekelbaarzen zijn kieskeurig, maar waartoe? Wat winnen ze ermee hun eieren niet in het nest van de eerste de beste te leggen? Heeft het vrouwtje er een diréct voordeel bij? Heeft haar keuze directe gevolgen voor haar eigen overlevingskansen of die van haar eieren? Bij veel diersoorten waarbij het mannetje een bruidsgift voor het vrouwtje meebrengt is dat het geval. Directe selectie ten gunste van kieskeurigheid van vrouwtjes kan ook worden verwacht als het mannetje ouderzorg geeft. Bij stekelbaarzen geeft het mannetje niet alleen ouderzorg, maar verzorgt hij het broedsel zelfs in zijn eentje. Het is dus van belang voor het vrouw-

tje een goede vader te kiezen: een mannetje dat haar eieren niet opeet en ook niet laat opeten door indringers. Een mannetje dat zijn broedsel goed ventileert, zodat alle eieren uitkomen. Maar hoe herkent een stekelbaarsvrouwtje wie wel en wie niet een goede vader is? Op de indicatoren voor 'goed vaderschap' kom ik terug.

Selectie op de evolutie van kieskeurigheid van vrouwtjes kan ook índirect zijn wanneer de voordelen van kieskeurigheid erfelijk zijn. In dat geval heeft het vrouwtje zelf geen onmiddellijk voordeel van haar keuze, maar haar nageslacht profiteert er wel van. Dat krijgt genetische eigenschappen van het mannetje mee die voordelig zijn. De evolutie van kieskeurigheid van vrouwtjes gaat in dat geval gelijk op met de evolutie van secundaire geslachtskenmerken van de mannetjes (lange staarten, opvallende kleuren). Er is veel gespeculeerd over de mechanismen die hierachter zouden kunnen zitten. Darwin en na hem de mathematisch bioloog Fisher gaven de volgende verklaring voor de evolutie van secundaire geslachtskenmerken van mannetjes als gevolg van de kieskeurigheid van vrouwtjes.[82] Vrouwtjes zouden toevállig een lichte voorkeur kunnen hebben voor mannetjes met bepaalde uiterlijke kenmerken, bijvoorbeeld een blauwe lichaamskleur of ogen op steeltjes, ook al - en dat is essentieel - zijn deze kenmerken van het mannetje geen enkele garantie voor zijn genetische kwaliteit. Wanneer vrouwtjes kiezen voor mannetjes met de meest overdreven secundaire geslachtskenmerken, raken de genen die kieskeurigheid van vrouwtjes bepalen en de genen die bepalend zijn voor het aanzien van secundaire geslachtskenmerken van de mannetjes, gekoppeld.[83] Mannetjes met overdreven secundaire geslachtskenmerken zullen zonen krijgen die deze kenmerken ook bezitten, maar bovendien zullen hun dochters een voorkeur hebben voor mannetjes met dezelfde overdreven kenmerken. Wanneer de voorkeur van vrouwtjes voor mannetjes met extreme secundaire geslachtskenmerken in de loop van generaties sterker wordt, kan het proces op hol slaan: mannelijke paradijsvogels krijgen steeds langere staarten, mannelijke wenkkrabben een steeds grotere wenkschaar, mannelijke vliegen (Cyrtodiopsis dalmanni) ogen op onwaarschijnlijk lange stelen, totdat de natuurlijke selectie sensu stricto een halt toeroept aan een nog extremere ontwikkeling.

Want er komt een moment dat de extreemste mannetjes voor weinig anders meer geschikt zijn dan om vrouwtjes aan te trekken en dat kan ze fataal worden. De paradijsvogel komt niet meer van de grond, de wenkkrab tuimelt om, de ogen van de onweerstaanbare vlieg beginnen te stuiteren zodra het mannetje landt.

Wanneer de vrouwtjes in twee populaties van een soort niet dezelfde voorkeur hebben voor het aanzien van de secundaire geslachtskenmerken van hun partners, zouden de mannetjes er op den duur in elk van die populaties anders uit kunnen gaan zien. Na een paarse start zouden de mannetjes in het ene gebied blauw kunnen worden, in het andere rood. Tengevolge van deze divergentie in ornamentatie zouden de populaties reproduktief geïsoleerd kunnen raken. In theorie zou het proces snel kunnen verlopen, vooral als de tegenwerking van de natuurlijke selectie sensu stricto gering is, of zelfs afwezig.[84] Vrouwtjeskeuze zou dus van groot belang kunnen zijn voor het ontstaan van nieuwe soorten, mogelijk ook van furusoorten. Sommige Mbuna in het Malawimeer zijn tweelingsoorten. Ze lijken sprekend op elkaar in vormkenmerken en gedrag, maar de kleur- en vlekkenpatronen van seksueel actieve mannetjes verschillen. Vrouwtjes kiezen consistent voor mannetjes met een bepaald kleur- en vlekkenpatroon, een aanwijzing dat het om biologische soorten gaat en niet om



*Het mannetje van de Afrikaanse wenkkrab (Uca tangeri). De extreme afmetingen van de wenkschaar zijn ontstaan door seksuele selectie.*

verschillende kleurvormen van een zelfde soort. Deze tweelingsoorten zouden jonge soorten kunnen zijn die in een later stadium misschien in meer kenmerken zullen gaan verschillen dan kleuren vlekkenpatroon alleen.

Het zal niet eenvoudig zijn om het proces van het op hol slaan van mannelijke kenmerken en de voorkeur van vrouwtjes voor deze kenmerken experimenteel aan te tonen. De evolutiebioloog krijgt alleen het eindprodukt te zien. Niet de evolutionaire race die eraan voorafgaat, al is het soms mogelijk om die na te bootsen door kunstmatige selectie.

> *Onderweg hoorde ik nog vaak beesten in het oerwoud, met hun gehuil, hun trillers en hun lokkreten, maar ik zag ze bijna nooit, dat wilde zwijntje niet meegerekend waarover ik haast eens gestruikeld ben, in de buurt van de plek waar ik overnachtte. Door dat gekrijs, geroep en gebrul, dat bij vlagen op je afkwam, zou je gezegd hebben dat die dieren vlakbij waren, dat ze bij honderden, duizenden om je heen krioelden. Maar zodra je naar de plek ging waar al dat kabaal vandaan kwam, was er niks meer te bekennen, behalve die grote parelhoenderen, die opgedirkt waren als voor een bruiloft, en die zo stuntelig deden als ze kuchend en gehinderd door al hun veren van tak tot tak sprongen dat het leek of ze juist een ongeluk hadden gehad*.[85]

Deze passage uit *Reis naar het einde van de nacht*, die zich afspeelt in een Afrikaans oerwoud, illustreert hoe opvallend de last van secundair seksuele geslachtskenmerken kan zijn. De bekendste alternatieve hypothese voor de evolutie van deze geslachtskenmerken stelt dat overdreven mannelijke kenmerken altijd een handicap voor het mannetje vormen.[86] Wanneer een mannetje ondanks deze handicap - en dat geldt sterker naarmate de handicap extremer is - in leven blijft, zou dat kunnen worden opgevat als een aanwijzing voor hoge genetische kwaliteit. Verbaal geformuleerd klinkt deze handicap-hypothese onwaarschijnlijk. Want hoe geschikt om te overleven een lévend mannetje met handicap ook moge zijn, zonder die handicap was hij nog veel geschikter. Maar theoretici hebben wiskundig aangetoond dat het handicap-

principe onder bepaalde omstandigheden kan werken.[87]

Hamilton en Zuk formuleerden een speciale versie van de handicap-hypothese:[88] het bezit van overdreven mannelijke kenmerken die in goede staat verkeren, zou het vrouwtje kunnen gebruiken als een aanwijzing dat het mannetje resistent is tegen parasieten; een resistentie die genetisch is geprogrammeerd. Dat mannetje komt in aanmerking voor het vaderschap, want de kans is groot dat zijn conditie goed genoeg is om een broedcyclus tot een goed einde te brengen en bovendien zal zijn nageslacht ook weer resistent tegen parasieten zijn.

## Rood, roder, roodst

Welke criteria hanteren vrouwelijke stekelbaarzen om tot partnerkeuze te komen? Buiten het voortplantingsseizoen hebben mannetjes en vrouwtjes een zelfde visuele gevoeligheid voor rood, maar in het voorjaar, wanneer territoriale mannetjes rood kleuren, verandert er iets bij de vrouwtjes: hun ogen worden gevoeliger voor rode golflengten.[89] Een verandering in de gevoeligheid van de netvliezen, die niet plaatsvindt bij de mannetjes.

Dit is een aanwijzing dat vrouwtjes de intensiteit van de roodkleuring van het mannetje gebruiken als criterium om tot partnerkeuze te komen. Maar hoe is dat aan te tonen? Intens rode mannetjes baltsen misschien beter, hebben misschien een grotere vechtkracht of andere door het vrouwtje gewaardeerde eigenschappen die met de intensiteit van het rood samengaan. Manfred Milinski en Theo Bakker deden een mooi experiment om na te gaan of het vrouwtje werkelijk kiest voor rood en niet voor een ander kenmerk van het mannetje. Vrouwtjes kregen de keuze tussen twee mannetjes die een nest hadden in twee aquaria van precies dezelfde afmetingen, inrichting, enzovoort. De vrouwtjes vertoonden inderdaad een sterke voorkeur voor het roodste van twee mannetjes. Kregen de vrouwtjes dezelfde mannetjes aangeboden bij groen in plaats van wit licht dan viel deze voorkeur weg doordat ze bij groen licht de intensiteit van roodkleuring niet kunnen onderscheiden.

Vrouwtjes kiezen niet voor de roodste mannetjes op grond van emotioneel-esthetische overwegingen, maar omdat intens rode

mannetjes een betere conditie en minder parasieten hebben. Werden intens rode mannetjes licht geïnfecteerd met parasieten, dan werden ze vervolgens bleker en daardoor verminderde de voorkeur voor deze mannetjes aanzienlijk. Vrouwtjes gebruiken de intensiteit van de roodkleuring om de conditie van het mannetje te beoordelen. De roodkleuring van het mannetje is dus niet zomaar een handicap, maar eentje die het vrouwtje belangrijke informatie verschaft over kwaliteiten van het mannetje.[90]

Waarom zijn geparasiteerde mannetjes niet óók intens rood? Waarom doen ze zich niet voor als mannetjes met een uitstekende conditie en resistentie tegen parasieten? Liegen met rood zou voor de hand liggen. Maar liegen is duur: de produktie en handhaving van rood pigment kost energie en daarmee woekeren zwaar geparasiteerde mannetjes in slechte conditie toch al. De enige garantie voor eerlijkheid in de berichtgeving van de ene sekse aan de andere is de hoge prijs van de leugen.

In de laboratoriumproef met stekelbaarzen had het vrouwtje zicht op twee mannetjes tegelijk waaruit ze kon kiezen, maar in de natuur is het kiezen van een partner niet zo eenvoudig. Dit probleem is niet specifiek voor stekelbaarzen. Alle vrouwtjes die achtereenvolgens verschillende mannetjes tegenkomen, kampen er mee.[91] Een vrouwtje zou een aantal basiseisen in haar hoofd kunnen hebben waaraan een partner ten minste moet voldoen, een interne standaard. Ontmoet ze een mannetje dat aan deze rigide minimumeisen voldoet, dan zoekt ze niet verder. In principe hoeft het vrouwtje dat werkt met een ja-nee-regel slechts te beschikken over een *read only*-geheugen. Het bezit van een geheugen met meer mogelijkheden wordt pas een vereiste wanneer het vrouwtje haar criteria om te beslissen wil kunnen bijstellen naargelang de situatie. Een andere vuistregel die vrouwtjes zouden kunnen hanteren is de volgende: het vrouwtje vergelijkt achtereenvolgens een aantal mannetjes en kiest op het moment dat ze niet verwacht dat verderzoeken iets beters zal opleveren. Ook zou een vrouwtje alle mannetjes kunnen afgaan, om dan ten slotte te kiezen voor het beste mannetje dat erbij was. Wiskundig kan worden aangetoond dat deze laatste strategie de beste is, mits het zoeken van een geschikt mannetje het vrouwtje niets kost (tijd, blootstelling aan roofvijanden, enzovoort), maar dat is meestal niet het geval.[92]

## Kiezers en navolgers

Een autobestuurder nadert een grens met douanecontrole. Er zijn twee controleposten. Voor de ene staat een lange rij wachtenden, voor de andere staat geen rij. Waar gaat de chauffeur staan? Sluit hij aan achter de lange rij, omdat hij verwacht dat er wel iets mis zal zijn met de andere controlepost? Of probeert hij eerst de controlepost zonder rij? Zo ja, dan is de chauffeur kiezer, geen navolger. Dit probleem speelt ook een rol bij het kiezen van een partner.

Dieren kunnen een actieve of een passieve keuze maken wanneer ze een partner kiezen. Actief kiezen betekent dat het vrouwtje zich niet laat beïnvloeden door de keuze van andere vrouwtjes. Bij een passieve keuze is dat wel het geval. In theoretische modellen van seksuele selectie wordt ervan uitgegaan dat vrouwtjes onafhankelijk kiezen. Een veronderstelling die ongegrond is. Als man met seksuele belangstelling voor vrouwen weet ik: een vrouw ontmoeten is veel gemakkelijker wanneer je al in gezelschap verkeert van een vrouw, zeker een aantrekkelijke, dan wanneer je er alleen voor staat. Onlangs zijn hierover experimenten gedaan met guppen.[93] Vrouwelijke guppen zijn sterk geneigd te kiezen voor mannetjes die al een vrouwtje hebben. Bij de guppen kregen dezelfde vrouwtjes de keuze tussen een mannetje met of zonder partner. Vrouwtjes hadden een sterke voorkeur voor mannetjes die al waren voorzien. Verhuisde de partner naar het alleenstaande mannetje, dan genoot dat plotseling de voorkeur van kiezende vrouwtjes. De experimenten tonen aan dat de voorkeur van vrouwtjes voor bepaalde mannetjes, in het geval van de guppen tenminste, sociaal bepaald is en niet genetisch vastligt.

Een abstracte variant is de proef met het kinderzitje. Leen een fiets met een kinderzitje. Twee mannen beginnen een gesprek voor een terrasje. Een van beiden houdt de fiets met het kinderzitje vast. Tel het aantal malen oogcontact met vrouwen dat de man met respectievelijk de man zonder fiets heeft. Op weg naar een volgend terras wordt de fiets overgegeven van de ene naar de andere man. De procedure wordt herhaald. Wat vrouwen niet projecteren in dat zitje... Bij navraag kreeg ik de volgende uitleg: die man (met zitje) durft te kiezen, neemt verantwoordelijkheid, laat zijn vrouw niet alleen voor de verzorging van de kinderen op-

draaien. Daar kwam nog bij dat een man met zitje als minder bedreigend werd ervaren.

Is de kans dat een vrouwtje kiest voor een mannetje dat al gekozen is door een ander vrouwtje, groter dan de kans dat ze kiest voor een ongepaard mannetje - die kans zou natuurlijk ook kleiner kunnen zijn - dan is er sprake van kopieergedrag.[94] Voorwaarde is dat het gedrag of uiterlijk van het mannetje door zijn succes niet aantrekkelijker is geworden voor vrouwtjes. Bovendien moet het vrouwtje kunnen vaststellen dat een of meer vrouwtjes al eerder voor het mannetje hebben gekozen. Dat is bijvoorbeeld het geval als vrouwtjes in het territorium van een mannetje blijven, als vrouwtjes in groepen mannetjes bezoeken, of als vrouwtjes, zoals bij de stekelbaarzen, eieren in het nest van het mannetje achterlaten.

Stekelbaarsvrouwtjes hebben een sterke voorkeur voor mannetjes met eieren in het nest.[95] Komt dit doordat mannetjes met eieren in het nest intenser rood worden of beter gaan baltsen?[96] Vermoedelijk niet. Het is een effect van de eieren zelf, dat misschien veroorzaakt wordt door de geur van vers eislijm. Maar wat heeft een vrouwtje er aan zich iets aan te trekken van de aanwezigheid van eieren in het nest? Kopieert ze soms het gedrag van andere vrouwtjes? Dat zou ze bijvoorbeeld kunnen doen om er zeker van te zijn dat ze aantrekkelijke zonen produceert. Aantrekkelijke vaders maken een redelijke kans zonen te krijgen die ook weer aantrekkelijk zijn voor vrouwen. Het zou kunnen, maar waarschijnlijk is het ingewikkelder.

> De beslissingen die vrouwtjes kunnen nemen bij het kiezen van een partner zijn te vatten in een speltheoretisch model. Bij het maken van dit model werd ervan uitgegaan dat vrouwtjes niet maar wat aanrotzooien, maar beslissingen nemen die adaptieve betekenis hebben. Als dat waar is, zou de strategie van de vrouwtjes door drie factoren bepaald moeten worden:[91] de kosten van partnerkeuze (energie, tijd, blootstelling aan roofvijanden), de voordelen van partnerkeuze, en het vermogen van vrouwtjes om kwaliteitsverschillen tussen mannetjes te zien.
> Beschouw de keuze van een partner als een spel dat door twee typen vrouwtjes gespeeld wordt. Het ene type is kiezer en investeert tijd in het vaststellen van kwaliteitsverschillen tussen mannetjes, het andere is navolger en paart, in gezelschap van een kiezer, altijd met hetzelfde mannetje als de kiezer. Vrouwtjes gaan de mannetjes af met zijn tweeën. Dat

kunnen twee kiezers zijn, een kiezer en een navolger, of twee navolgers. Een kiezend vrouwtje geniet de voordelen die keuze oplevert, maar ze maakt ook kosten, of ze nu op jacht gaat naar mannetjes in gezelschap van een kiezer of van een navolger. De winst die een navolger boekt, hangt daarentegen af van haar gezelschap. Is een navolger in gezelschap van een kiezer, dan incasseert ze wel de voordelen, maar draait ze niet op voor de kosten die het maken van een keuze met zich meebrengt. Nota bene, dit is een model. Hoe in de praktijk een navolger die met een kiezer op stap gaat, de kosten van keuze weet te vermijden doet hier niet ter zake. Is een navolger in gezelschap van een andere navolger, dan geniet ze de voordelen van keuze niet. Misschien kan haar 'keuze' in dat geval het best worden voorgesteld als een willekeurige.
Stephen Pruett-Jones, die dit model ontwikkelde, berekende onder welke omstandigheden deze gedragsstrategieën in een evenwichtstoestand raken, dat wil zeggen evolutionair stabiel zijn. Een strategie is evolutionair stabiel als hij immuun is voor infiltratie. Dat wil zeggen, als ze niet voor verbetering vatbaar is, niet verdrongen kan worden door een mutante strategie of een mengsel van strategieën. Wanneer de kosten van het kiezen van een mannetje groter zijn dan de baten, dan zou kopieergedrag een evolutionair stabiele strategie kunnen zijn: een populatie die alleen uit navolgers bestaat, zou niet door kiezers geïnfiltreerd kunnen worden. Maar wegen de baten van kiezen tegen de kosten op, dan is een populatie van uitsluitend kiezers niet onaantastbaar, net zomin als een populatie van uitsluitend navolgers. Kiezen noch navolgen is onder die voorwaarden een evolutionair stabiele strategie. Ook een gemengde strategie, een populatie van kiezers en navolgers kan evolutionair stabiel zijn. Wanneer de kosten en baten die het maken van een keuze met zich meebrengt precies bekend zijn, is het mogelijk om uit te rekenen welke verhouding van kiezers en navolgers evolutionair stabiel is. Bovendien hoeft het niet altijd zo te zijn dat er sprake is van twee discrete categorieën vrouwtjes. Opportunisme kan ook tot een evolutionair stabiele toestand leiden, mits vrouwtjes op het juiste moment overschakelen van de ene op de andere strategie. Hoe minder winst er te behalen valt met het maken van een keuze, hoe groter het percentage navolgers in een populatie zou moeten zijn.

## Sluipers en het stelen van bevruchtingen

De strijd tussen de seksen kan hoog oplopen. Hoger dan de ethologen van het eerste uur, zoals Tinbergen en Lorenz, vermoedden.[97] Lange tijd werd gedacht dat soorten beschikken over één specifieke tactiek om partners te krijgen, maar zo is het niet. Niet alleen volgen de vrouwtjes verschillende strategieën om aan een partner te komen, ook voor de mannetjes gaat dat op. Vooral als

sommige mannetjes veel succesvoller zijn dan andere, komen er vaak twee of meer tactieken voor om het voortplantingssucces op te voeren. Soms zijn er twee genetische typen mannetjes die elk een verschillende weg bewandelen om zich voort te planten, maar niet kunnen overschakelen van de ene op de ander tactiek. Vaker kan een zelfde mannetje al naargelang de situatie kiezen voor de ene of de andere tactiek.

Stekelbaarsmannetjes die wel in het bezit zijn van een territorium en een nest, maar er niet in slagen een vrouwtje tot leggen te bewegen, schakelen over op een alternatieve tactiek: het sluipen.[98] Ziet een sluiper zijn buurman bezig met een vrouwtje, dan verliest hij zijn kleur. En terwijl hij enkele minuten ervoor nog schokkend heen en weer schoot door zijn gebied, hangt hij nu roerloos in het water alsof hij bezig is te bevriezen. Vervolgens zakt de sluiper als een levenloos object naar de bodem en sluipt millimeter voor millimeter in de richting van het naburige territorium. Vaak heeft de sluiper vaste paadjes en zoekt hij tijdens zijn sluipacties dekking achter planten of stenen. Op een zeker moment schiet de sluiper te voorschijn en zwemt naar de nestopening van de buurman. Meestal heeft dat tot gevolg dat het vrouwtje vlucht. Soms boort de sluiper zich in het nest van de buurman, wanneer zich daarin een vrouwtje bevindt. Hij kruipt over het vrouwtje heen door het nest en laat sperma achter.

Tot zover zijn de handelingen van de sluiper begrijpelijk. Een mannetje probeert een bevruchting uit te voeren die eigenlijk de buurman ‘toekomt’. Maar vervolgens doet de sluiper iets vreemds. Hij laat de eieren waarvan hij er mogelijk enkele bevrucht heeft niet achter in het nest van de buurman, zodat die opdraait voor de verzorging ervan, maar probeert ze te stelen.[78] Als hij ondanks hevig verzet van de buurman daarin slaagt, brengt de sluiper de eieren naar zijn eigen nest. Zou de betekenis van dit gedrag kunnen zijn dat de sluiper zich voordoet als een mannetje dat succes had bij een ander vrouwtje?[99] Is dit zijn evolutionair antwoord op het kopieergedrag van de vrouwtjes?[100] Het zou me niet verbazen - al is het niet goed uitgezocht, want soms stelen sluipers eieren zonder dat ze een bevruchting hebben uitgevoerd.

Mannetjes die om vrouwtjes concurreren, kieskeurige vrouwtjes die zuinig zijn op hun eieren, kopieergedrag, alternatieve paartac-

tieken van mannetjes. Als er in het Westen een soortenzwerm zoals in het Victoriameer zou voorkomen, dan werkten er vermoedelijk tientallen biologen aan. Want de fenomenen die voor de evolutie van seksuele dimorfie bij stekelbaarsjes van belang zijn, komen bij furu en andere cichlidensoorten ook voor, maar dan in eindeloos veel verschillende gedaanten.

## Heeft veelmannerij toekomst: seksuele selectie en de veranderlijkheid van paarsystemen

Seksuele selectie heeft niet alleen invloed op de evolutie van secundaire seksuele geslachtskenmerken. De gevolgen strekken zich veel verder uit. Seksuele selectie is dikwijls bepalend voor de sociale structuur van een diersoort. Maar de sterkte van seksuele selectie is geen constante, en afhankelijk van de hevigheid van seksuele selectie verandert de sociale structuur. Seksuele selectie bepaalt of dieren monogaam of polygaam zijn, en of de mannetjes de vrouwtjes monopoliseren of andersom.

Elke dag als ik naar mijn werk loop, kom ik langs een boom waarin tientallen bolvormige nesten van wevervogels hangen. Kleine vinkachtige vogels met gele lijven en gitzwarte maskers die een ongelooflijke herrie maken. Als ik 's avonds weer naar huis loop, is het kabaal nog altijd niet opgehouden. Het moet een hel zijn om in die boom te leven. Crook, die een groots opgezet vergelijkend onderzoek deed aan Afrikaanse en Aziatische wevervogels, ontdekte dat soorten die in het oerwoud leven meestal monogaam zijn.[101] Het uiterlijk van mannetjes en vrouwtjes van deze bosbewoners verschilt niet of nauwelijks. Een paartje verdedigt een territorium dat genoeg voedsel oplevert om van te leven. Maar mannetjes van soorten uit de savanne, zoals de wevervogels in deze boom, doen aan veelwijverij en zijn uitgesprokener gekleurd dan de vrouwtjes. Ook wordt er aan de lopende band overspel gepleegd en vermoedelijk worden er vrouwtjes verkracht. De herrie slaat wel ergens op.

Soorten van de savanne broeden tijdens perioden dat zaden plaatselijk in overvloed te vinden zijn. Daarnaar wordt in groepen gezocht en waarschijnlijk is die tactiek in de savanne gunstiger dan

solitair foerageren. De kans te stuiten op een voedselrijke plek is groter. Maar bovendien maken roofvijanden minder kans onopgemerkt te naderen. Crook was een van de eersten die erin slaagde om ecologische omstandigheden in verband te brengen met sociale structuur.[102] Later groeide deze benadering uit tot een hele tak van onderzoek.

Zoals gezegd komt de strijd tussen de seksen voort uit de ongelijke investering in geslachtscellen - dure eicellen, goedkope spermatozoïden - en in de jongen die daaruit voortkomen. Van wezenlijk belang voor de vorm van het conflict is of de vrouwtjes een belemmering vormen voor het opvoeren van het voortplantingssucces van de mannetjes, of andersom. Hoe schrijnender het tekort aan een van beide seksen, des te heviger concurreren de leden van de andere sekse om de schaarse partners.[103]

Bij monogame cichlidesoorten is seksuele selectie zwak, maar naarmate een soort polygamer is wordt de selectie sterker. Algemeen geldt dat seksuele selectie sterker is naarmate een kleiner deel van de ene sekse kans ziet een groter deel van de (seksueel actieve) leden van de andere sekse te monopoliseren. De controle die een impalabok uitoefent over een kudde vrouwelijke impala's is daarvan een voorbeeld: de bok heeft een harem van tientallen vrouwtjes en houdt andere mannetjes uit de buurt. Seksuele selectie is in dit geval hevig.[104]

Emlen en Oring maakten duidelijk dat het van ecologische factoren afhangt in hoeverre potentiële partners kunnen worden gemonopoliseerd. Wanneer die precies bekend zijn, kan worden voorspeld welke vorm een paarsysteem zal aannemen. Veel vogelsoorten zijn monogaam doordat er van beide ouders een uiterste inspanning nodig is voor het succesvol grootbrengen van de jongen. Het voordeel dat polygamie een deserterende ouder zou opleveren, weegt niet op tegen het nadeel dat verlies van het in de steek gelaten broedsel met zich meebrengt. Polygamie krijgt pas een kans als een lid van de polygame sekse in staat is meerdere partners te verdedigen, of aan te trekken door essentiële bestaansbronnen te verdedigen. Is dat energetisch niet haalbaar, dan zit er niet meer in dan een monogame relatie. Tenzij, zoals bij veel zoogdieren gebeurt, een van beide seksen de ouderzorg op de andere sekse kan afwentelen. Bij veel zoogdieren deserteren de mannetjes,

'speculerend' op de sterke neiging van de zogende sekse bij de jongen te blijven.[104] In een enkel geval weet die zogende sekse meer dan één partner aan zich te binden, getuige dit voorbeeld:

> *En de Hindoe sluit haar in huis op. Je ziet haar niet. Hij is alles. Zij is niets. Ik heb Tibetanen kunnen zien die niet van het gangbare Tibetaanse type zijn, dat veel fijner is, maar dat heel opmerkelijk was. En wel hierom.*
>
> *De Tibetaan was zwaargebouwd, breed, groot en niet mooi, en ruw.*
> *De Tibetaanse was zwaargebouwd, groot, niet mooi, en bijna nog sterker en ruwer.*
> *Van die Tibetaanse vrouwen, zoals die er vroeger waren, trouwden sommige wel met vijf mannen (tegelijk, natuurlijk); en naar mijn gevoel hield zij hen in het rechte spoor. Als er iemand had moeten worden opgesloten, waren dat eerder haar mannen geweest dan zij.*
> *Een van die vrouwen heb ik gezien, zij beheerde het geld en gaf bevelen, een zelfverzekerd flink wijf, te midden van grote, stevige en gedweeë kerels van een meter tachtig*.

Deze beschrijving komt uit *Barbaar in Azië* (1933) van Henri Michaux,[105] een scherp waarnemer en onvolprezen mopperaar die tijdens zijn reis door Azië ook de polyandrie van de Tibetaanse vrouwen opmerkte. Later, tientallen jaren later, zouden antropologen met een neodarwinistische aanpak er intensief aandacht aan schenken.[106] Echte polyandrie, waarbij een vrouwtje meerdere mannetjes heeft terwijl verschillende mannetjes een zelfde vrouwtje delen, is zeldzaam. Behalve bij mensen komt veelmannerij alleen voor bij enkele vogelsoorten, onder andere bij jaçana's. Veel meer diersoorten zijn monogaam of hebben een polygyn paarsysteem (veelwijverij, haremsystemen) en soms zijn zowel de mannetjes als de vrouwtjes polygaam. Dat is bij furu het geval. Mannelijke furu zijn bereid sperma te doneren aan het ene na het andere vrouwtje. Ze zijn polygaam. Maar ook de vrouwtjes zijn polygaam. De eieren in hun bek zijn vaak door meerdere mannetjes bevrucht.

Substraatbroeden en muilbroeden,[107] dat zijn de twee belang-

rijkste voortplantingsstrategieën bij cichliden: substraatbroeders deponeren hun eieren op een ondergrond van steen of zand. Een paartje bewaakt de jongen nog een tijd nadat de eieren zijn uitgekomen, daarbij soms bijgestaan door helpers.[108] Bij substraatbroeders verschillen mannetjes en vrouwtjes uiterlijk niet veel van elkaar, behalve dan dat het mannetje meestal wat groter is. Het zijn soorten met een paarband en ze zijn monogaam. Partners gaan pas na een kennismakingsperiode met elkaar in zee, want een zekere *compatibilité des humeurs* is voorwaarde voor een relatie die tot nageslacht leidt.[109] Bij muilbroeders verschillen mannetjes en vrouwtjes wel sterk van elkaar in uiterlijk en gedrag. Ze kennen geen paarband en zijn meestal polygaam.

Alle mogelijke paarsystemen die intermediair zijn tussen de twee extremen, monogame substraatbroeders en polygame muilbroeders, komen voor.[110]

## Harems en arena's

Ik schrik wakker door een plofje naast het bed. Een gekko die van het plafond naar beneden is gevallen, rent als een bezetene weer omhoog langs de groenbemoste muren van de kamer. Hotel Mamba aan de oevers van het Tanganyikameer. Ben ik gisteravond met mijn kleren aan in slaap gevallen? Ik droomde. Beelden van dat voorval op de busstandplaats in Mwanza. Het varken, die man met krukken. De bus staat klaar voor vertrek. Vol passagiers voor Europese begrippen, tamelijk leeg voor Afrikaanse. De chauffeur wacht totdat de bus boordevol zit. Zo volgeladen dat de meeste passagiers alleen nog door de ramen naar buiten kunnen. Het is bij de wet verboden de bus zo vol te laden. Ziet de chauffeur onderweg politie, dan steekt hij zijn hand op. Een dubbelteken. Groet naar buiten, maar tegelijkertijd het signaal voor de inzittenden dat de helft van hen moet bukken, zodat de bus half zo vol zal lijken. Het dak van de bus is beladen met bagage. Zakken maïs, stoelen, fietsen, koffers, een wiel. Een gekneveld varkentje wordt omhooggetakeld door twee mannen die op het dak van de bus staan. Ik vraag of het varken niet in de bus mag als ik een extra kaartje koop. Ze kijken me aan of ik geschift ben en geven te kennen dat het uitgesloten is.

Naast de bus staat een man op krukken. Hij heeft maar één been en mist beide onderarmen, de ellebogen zijn de eindpunten. Hij praat met enkele schoenpoetsers, die op groentekisten zitten. Voor de schoenpoetsers op de grond staat een radiootje, afgesteld op maximaal volume: de president vertelt dat het niet goed gaat met het land. Niemand kijkt op. Een passagier in de bus, een druk gebarende jongen, steekt zijn arm uit een raam. Hij houdt een sinaasappel in zijn hand en maakt aanstalten hem in de richting van de man met krukken te gooien. Hij roept hem en zodra de man in zijn richting kijkt, laat hij de sinaasappel los. De vrucht vliegt met een boog door de lucht, ketst tegen de schouder van de man en rolt in een plas. De man wankelt, valt en glijdt de sinaasappel achterna, de plas in. Glibberend in de modder tolt hij rond als een verdrinkend insekt, totdat een van de schoenpoetsers hem overeind helpt. De bus schudt van het lachen. De buschauffeur wenkt me dat ik in moet stappen. Zal ik nog wel gaan? De hardheid van de mensen valt me plotseling zwaar. Dan zweven me beelden voor ogen van duizenden naar lucht happende vissen die voor mijn eigen wreedheid geen woorden hadden.

Eindeloos duurde de busreis. Bij elke diepe kuil schreeuwde het varken. Zou ik Tetsu Sato kunnen vinden? Deze bioloog die zo verstandig was te gaan werken aan een helder meer, doet de ene leuke ontdekking na de andere. Hij vond zwemmende koekoeken en is van plan daar nu gericht naar te gaan kijken. Meervallen (Synodontis multipunctatus) die hun eieren laten ophappen en uitbroeden door verschillende soorten muilbroedende cichliden. De jonge meervallen parasiteren zwaar op de cichliden. Ze genieten niet alleen bescherming in de beslotenheid van de bek van de pleegouder, maar voeden zich bovendien met cichlidenembryo's die zich daarin bevinden.[111] Sato houdt zich ook bezig met veelwijverij van cichliden die broeden in lege slakkehuizen. Ik hoop dat ik deze visjes te zien krijg. Een nieuw dier leren kennen. Daar gaat toch weinig boven.

Ik sta op. Het wordt al licht. Ik was me, kleed me aan en loop het strand op. Hier zouden slakbewoners moeten voorkomen. Aan de oever van het meer tref ik een employé van het hotel die het strand bezemt. Een merkwaardige bezigheid. Ik ga naar hem toe en spreek hem aan. Een gebezemde baan loopt van het water

met een wijde boog naar ons toe en gaat op de plaats waar we staan over in het spoor van een groot dier.

'Jij bent vroeg op, *patron*, rijkelijk vroeg voor een zwerver,' zegt de man.

'Krokodillen?' vraag ik.

'Ik wis de sporen uit,' zegt de employé lachend, 'anders denken de gasten dat er krokodillen zijn.'

'Niet geheel ten onrechte,' zeg ik.

'Vroeger waren het er veel meer. Dit is er maar één. Ze heet Zazie. Ze is oké.'

Ik loop terug naar het hotel en lees op het terras van het hotel over de visjes die ik niet durf op te zoeken. Ik hoor in een bibliotheek, niet in de natuur. Een van de soorten die in slakkehuizen broedt, Lamprologus callipterus, onderscheidt zich van de rest doordat de mannetjes actief slakkehuizen verzamelen en verdedigen.[112] De slakkehuizen zijn voor de vrouwtjes onontbeerlijk. Ze leggen er hun eieren in en verzorgen in deze beschermde omgeving het broedsel totdat de jongen onafhankelijk zijn. De mannetjes verlenen geen directe ouderzorg. Dat zouden ze niet eens kunnen, want ze passen niet in een slakkehuis. Ze geven hun sperma af bij de opening, waarna het vrouwtje er door te zuigen en met haar borstvinnen te slaan voor zorgt dat het zaad zijn bestemming bereikt. Wel verdedigen de mannetjes het gebied waarbinnen de slakkehuizen zich bevinden. Een taakverdeling. Doordat de in aantal beperkte slakkehuizen getransporteerd kunnen worden en geschikt zijn voor hergebruik, neemt de concurrentie tussen mannetjes bizarre vormen aan. Ze plunderen elkaars nesten en stelen bruikbare slakkehuizen voor hun eigen verzameling. Wanneer zich in de gestolen slakkehuizen nog vrouwtjes met eieren of jongen bevinden, worden de vrouwtjes verjaagd en wordt het broedsel opgegeten. Grote, sterke mannetjes slagen erin meer slakkehuizen te verzamelen dan kleine mannetjes. Er staat een selectiepremie op een flink postuur. Anders dan bij de vrouwtjes die vóór alles in een slakkehuis moeten passen. De uiteenlopende eisen waaraan het lichaam van de mannetjes respectievelijk van de vrouwtjes moet voldoen, hebben geleid tot het ontstaan van een extreem verschil in lichaamsafmetingen tussen de seksen: territoriale mannetjes zijn gemiddeld veertien maal zo zwaar als de

vrouwtjes, een seksuele dimorfie die nog sterker is dan bij andere haremhoudende soorten, zoals zeeolifanten.[113]

Aan welke van de twee seksen er een tekort is, hangt niet af van de verhouding waarin mannetjes en vrouwtjes voorkomen, maar van het aantal seksueel actieve mannetjes ten opzichte van het aantal vrouwtjes dat aan ontvangst van sperma toe is: de operationele geslachtsverhouding. Wanneer vrouwtjes niet allemaal tegelijk ontvankelijk worden, maar er het hele jaar door aanbod is van vruchtbare vrouwtjes of rijpe eieren, dan zijn vrouwtjes schaars ten op zichte van het aantal langdurig seksueel actieve mannetjes en is de concurrentie tussen mannetjes onderling sterk. Dit kan leiden tot een paarsysteem waarbij de mannetjes geen vrouwtjes of bestaansbronnen verdedigen, maar hun dominantiepositie ten opzichte van elkaar bepalen. Seksueel actieve mannetjes concentreren zich in arena's. Dit zijn gebieden waar niet wordt gebroed, maar die uitsluitend dienst doen om vrouwtjes te lokken en bevruchtingen uit te voeren.[104] Bekend zijn de prieelvogels (Ptilonorhynchidae), die voorkomen op Nieuw-Guinea en in Australië. De mannetjes van deze vogels zijn vrijgesteld van broedzorg. Het vrouwtje bouwt in haar eentje een nest en broedt de eieren uit. Om vrouwtjes aan te trekken bouwen de mannetjes met strootjes een dansvloer en daaraan vast een laan, ofwel ‘prieel’. Sommige soorten bouwen de dansvloer om een jong boompje heen. Mannetjes versieren de dansvloer met stenen, mos, bloemen, veertjes, slakkehuizen en, sinds de westerse mens zijn sporen nalaat tot diep in het regenwoud, ook met knopen, gespen, balpendoppen, wasknijpers en dergelijke. De mannetjes van een Australische soort, de satijnvogel, zijn glanzend donkerblauw gekleurd en verzamelen niet lukraak voorwerpen om hun prieel te versieren, maar selecteren streng. Zij beperken zich tot voorwerpen in de kleur van hun eigen veren en ogen: blauw. Alsof ze zichzelf laten uitvloeien in de omgeving. Bovendien beschilderen ze hun priëlen met vruchtvlees en gebruiken ze daarbij soms een stukje boombast dat ze in hun snavel geklemd houden als werktuig ‘to act as a combination sponge and stopper’.[114]

Mannetjes van grauw gekleurde soorten construeren ingewikkelde bouwsels en ‘compenseren’ zo hun grauwheid, terwijl mannetjes van opvallend gekleurde soorten wrakkige bouwsels heb-

ben. De vrouwtjes trekken rond in het gebied waar zich de bouwsels van de mannetjes bevinden. Ze beoordelen bouwsels en versieringen op hun kwaliteit en laten de mannetjes eindeloos baltsen voordat ze beslissen aan welk mannetje ze een paring toe zullen staan. De mannetjes zijn onderhevig aan sterke seksuele selectie door de vrouwtjes. Ze concurreren sterk om de beste plaatsen om arena's te bouwen, en mannetjes die in het bezit zijn van zo'n plek paren relatief vaak. Bovendien stelen mannetjes versierselen bij elkaar en als ze de kans krijgen vernielen ze elkaars bouwsels.[115] Collias en Collias vermoeden dat het bouwen van priëlen is begonnen op het moment dat de mannetjes van broedzorg vrijgesteld waren - hoe dat zo kwam is weer een op zichzelf staand probleem. Natuurlijke selectie heeft vermoedelijk het gebruik beloond van alle voorwerpen die vrouwtjes aantrekkelijk vinden. Kort nadat het mannetje van nestbouwverplichtingen was vrijgesteld, beschikte hij waarschijnlijk nog over het vermogen en de motivatie om ‘te spelen’ met nestbouwmateriaal. Maar in de loop van de evolutie van dit gedrag zou het mannetje ook andere voorwerpen dan nestbouwmateriaal zijn gaan verzamelen om het vrouwtje te prikkelen. Het verzamelen van nestmateriaal zou, losgeraakt van zijn oorspronkelijke functie, symbolisch zijn geworden. Een van de soorten waarbij dat is gebeurd, versiert zijn prieel met bloemen. Dagelijks vervangt het mannetje verwelkte bloemen door verse, die hij met grote zorgvuldigheid heeft uitgekozen.[115] Ook in het Malawimeer komen veel soorten voor met baltsarena's. Deze arena's zijn door de mannetjes opgedeeld in gebiedjes, waar het mannetje vrouwtjes ontvangt. Soms graven de mannetjes daar een ondiep kuiltje, waarin vrouwtjes eieren kunnen leggen, soms bouwen ze hoge zandkastelen. De criteria op grond waarvan vrouwtjes mannetjes uitkiezen, zijn niet uniform. Bij één soort, Cyrtocara argyrosoma, is waargenomen dat vrouwtjes de voorkeur geven aan mannetjes met een centrale positie in de arena. Alleen de wat oudere, dominante mannetjes kunnen deze centrale plaatsen veroveren en bezet houden. Bij andere soorten verkiezen vrouwtjes de mannetjes met het grootste zandkasteel, al zijn dat lang niet altijd de grootste mannetjes.[52]

Heel anders gaat het toe op het dichte dek van waterlelies in beschutte baaien van de Mwanzagolf. Op deze idyllische plaatsen

broeden de kastanjebruine jaçana's met roomwitte halzen en wangen. In miniterritoria die deel uitmaken van het imperium van een kolossale jaçanamatrone, zitten frêle mannetjes in een leliënbed op de eieren. Op onwaarschijnlijk lange tenen patrouilleert het polyandrisch vrouwtje door haar gebied. Ze is zwaarder, sterker, dominanter en agressiever dan de mannetjes, die weinig hebben in te brengen. Hoe is die zeldzame rolwisseling geëvolueerd?

Zoals gezegd zijn vrouwtjes meestal minder geneigd hun nageslacht in de steek te laten dan mannetjes, een eigenschap die fnuikend is voor de evolutie van veelmannerij. Bij veel vogels geven beide ouders ongeveer evenveel ouderzorg en een enkele maal ontwikkelt zich uit zo'n systeem veelmannerij. Is het verlies aan eieren en jongen groot door een ongunstig klimaat of door intensieve predatie door roofvijanden, dan kan het gunstig zijn voor een mannetje om in zijn eentje het legsel uit te broeden. Als daar tenminste tegenover staat dat het vrouwtje in staat is snel nieuwe eieren aan te leveren wanneer er eieren of jongen verloren gaan. Dat is het geval bij de jaçana. Het grote vrouwtje, vrijgesteld van het energievretende broeden, is specialist geworden in eieren leggen. Zijn vrouwtjes eenmaal geëvolueerd tot eilegmachientjes en zijn ze in staat meer eieren te produceren dan er mannetjes beschikbaar zijn om ze uit te broeden, dan ontstaat er een tekort aan mannetjes. De rollen zijn omgedraaid. Nu zijn de mannetjes de beperkende sekse waarom gevochten wordt. Vrouwtjes concurreren om mannetjes en ja hoor: de vrouwtjes worden sterker, dominanter en agressiever dan de mannetjes.[104]

De psycholoog en zoöloog Barash schrijft:

> *Bij mensen zijn het de culturele en vooral religieuze conventies die de sociale regelingen en huwelijksovereenkomsten bepalen, (...) ongeacht de ecologische regeling die regionaal het meest geschikt zou zijn. Dus het maximum van vier vrouwen bij de moslims enerzijds en het joods-christelijke beleid van één vrouw anderzijds, kunnen biologisch gezien juist of onjuist zijn, maar beide zijn waarschijnlijk ontstaan om redenen die niets met hun ecologische of evolutionaire nut te maken hebben*.

Dat zou best waar kunnen zijn, maar neemt niet weg dat het de moeite waard is te achterhalen in welke gevallen een snelle culturele evolutie de trage biologische evolutie de wind geheel uit de zeilen neemt, en in welke gevallen niet.[116]

Groot is het contrast tussen Moulay Ismail - de bloeddorstige - een Marokkaans heerser die 888 geregistreerde kinderen verwekte, en de vijf gedweeë Tibetanen die levenslang onder de knoet zitten van een enkele vrouw. De haremhoudende heerser had een machtspositie die hem in staat stelde grote aantallen vrouwen te monopoliseren, maar hoe kreeg de Tibetaanse vijf mannen zo gek dat ze bij haar bleven? Allereerst: de mannen die samen een vrouw delen zijn verwanten; het zijn broers. Ze bezitten een stuk land dat net genoeg oplevert om van te leven en hun belastingverplichtingen aan landheren te voldoen. Wanneer de broers hun krachten bundelen redden ze het net, maar het is van groot belang dat het land niet versnipperd wordt. Een manier om dat te bereiken is dat er per generatie maar één huwelijk plaatsvindt. Voor jongere broers kan dit soms zuur zijn. Tegen de tijd dat ze aan een vrouw toe zijn, is de arme matriarch een rimpelig besje geworden. En niet zelden verdwijnen jonge broers in het klooster en worden monnik.[106] Al is de neodarwinistische verklaring voor het verschijnsel dat broers samen aan een enkele vrouw worden gekoppeld misschien niet afdoend, ecologische factoren spelen hier vrijwel zeker een rol.

Vlak voor me in het aquarium baltsen een aantal mannetjes van Haplochromis argens voor een zelfde vrouwtje. Zouden deze dieren eindelijk aan me gewend zijn? Het vrouwtje legt herhaaldelijk eieren in de nestkuil van hetzelfde mannetje, totdat ze hem verlaat en een ander mannetje, dat niet eens een nestkuil bezit, volgt naar de bovenste helft van het aquarium. Daar cirkelen het mannetje en het vrouwtje rond totdat het vrouwtje een ei legt dat langzaam naar beneden zinkt. Ze draait zich bliksemsnel om en hapt het op. Een aantal andere vissen stuift eropaf. Als de rust is teruggekeerd herhaalt het tafereel zich een aantal malen. Zou deze soort niet meer aangewezen zijn op een nestkuil? Een furusoort die los is van de bodem? Dat zou evolutionair perspectief bieden. Als het vrouwtje haar eieren kwijt is roep ik Melle, die in de gang van het

instituut aan het werk is. Ik vertel hem van mijn ontdekking, maar hij is niet enthousiast.

‘Dat mag je dan eerst weleens honderd keer zien, voordat je gaat beweren dat deze soort in de waterkolom kan leggen. Als ik jou was, zou ik aan je werk gaan. Telkens begin je weer aan iets anders.’

‘Maar vind je dit dan niet leuk?’

‘Jawel, maar zo kom je tot niets.’

‘Sommige mensen halen hun inspiratie uit de breedte, andere uit de diepte. Wat is daar mis mee?’ verweer ik mij.

‘*Bwana Tesi*, de tijd van de generalisten is voorbij. Specialiseren moet je je. Bijt je ergens in vast en ga daar dertig jaar mee door. Misschien red je het dan.’

Hoeveel tijd heb ik nog voordat ik naar Nederland terugkeer? Waarmee was ik ook weer bezig? Dat we met een soortenzwerm te doen hebben. Dat is duidelijk. Daar hoef ik me niet mee te bemoeien. Een stamboom opstellen. Laat ik over aan de moleculair biologen. Nagaan of het foerageergedrag en de bouw van het voedselopnameapparaat optimaal zijn geworden in de loop van de evolutie. Daar kunnen ze beter naar kijken in een laboratorium met waterdichte aquaria en werkende pompen. Seksuele selectie en het ontstaan van soorten dan? Nee, dat zijn veel te omvangrijke onderwerpen om in enkele jaren echt mee op te schieten. Daarin heeft Melle wel gelijk. Maar er is een essentieel punt dat tot nog toe onaangeroerd bleef. Hoe is het mogelijk dat een zo groot aantal soorten van eenzelfde trofische groep voorkomt binnen het Victoriabassin? Hoe kan het dat individuen van verschillende soorten die leven van dezelfde voedselbron, elkaar niet doodconcurreren? Met een beetje geluk kom ik daar nog achter.

## Eindnoten:

81 T. Goldschmidt (1991). Egg mimics in haplochromine cichlids (Pisces, Perciformes) from Lake Victoria. *Ethology* 88:177-190.

74 J.A. Endler (1988). Sexual selection and predation risk in guppies. *Nature* 332:593-594.

75 M. Borgerhoff-Mulder (1988). Kipsigis bridewealth payments. In: L. Betzig, M. Borgerhoff-Mulder, P. Turke (eds.): *Human Reproductive Behaviour. A Darwinian Perspective*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, p. 65-82.

76 R. Dawkins (1977). *Het zelfzuchtig erfdeel*. Bruna, Utrecht.

77 W.D. Hamilton (1964). The genetical theory of social behaviour. *J. Theor. Biol.* 7:1-52.

75 M. Borgerhoff-Mulder (1988). Kipsigis bridewealth payments. In: L. Betzig, M. Borgerhoff-Mulder, P. Turke (eds.): *Human Reproductive Behaviour. A Darwinian Perspective*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, p. 65-82.

71 C. Darwin (1871). *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*. John Murray, London. Vertaling (1871). *De afstammeling van den mensch en de seksueele teeltkeus*. Gebr. E. & M. Cohen, Arnhem-Nijmegen.

78 M. 't Hart (1978). *De stekelbaars*. Het Spectrum, Utrecht.

79 P. Sevenster (1961). A causal analysis of a displacement activity (fanning in *Gasterosteus aculeatus* L.). *Behaviour* (Supp.) 9:1-170.

80 T. Goldschmidt, Th.C.M. Bakker (1990). Determinants of reproductive success of male sticklebacks in the field and in the laboratory. *Neth. J. Zool.* 40:664-687.

74 J.A. Endler (1988). Sexual selection and predation risk in guppies. *Nature* 332:593-594.

82 Malte Andersson (1994). *Sexual Selection*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
83 Th.C.M. Bakker (1993). *The Evolution of Male Ornamentation through Female Choice in Three-Spined Sticklebacks, Gasterosteus aculeatus L*. Habilitationsschrift, Universiteit Bern.
84 R. Lande (1982). Rapid origin of sexual isolation and character divergence in a cline. *Evolution* 36:213-223.
85 L.F. Céline (1968). *Reis naar het einde van de nacht*. G.A. van Oorschot, Amsterdam (vertaling E.Y. Kummer).
86 A. Zahavi (1975). Mate selection, a selection for a handicap. *J. Theor. Biol.* 53:205-214.
87 J.R. Krebs, N.B. Davies (1991). *Behavioural Ecology. An Evolutionary Approach*. Blackwell, Oxford.
88 W.D. Hamilton, M. Zuk (1982). Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? *Science* 218:384-387.
89 J. Cronly-Dillon, S.C. Sharma (1968). Effect of season and sex on the phototopic sensitivity of the three-spined stickleback. *J. Exp. Biol.* 49:679-687.
90 M. Milinski, Th.C.M. Bakker (1990). Female sticklebacks use male coloration in mate choice and hence avoid parasitized males. *Nature* 344:330-333.
91 S.G. Pruett-Jones (1992). Independent versus nonindependent mate choice: do females copy each other? *Am.Nat.* 140:1000-1009.
92 M. Milinski, Th.C.M. Bakker (1992). Costs influence sequential mate choice in sticklebacks. *Proc.R.Soc.Lond.* 250:229-233.
93 L.A. Dugatkin, J.G.J. Godin (1992). Reversal of female mate choice by copying in the guppy (*Poecilia reticulata*). *Proc.R.Soc.Lond.* 249:179-184.
94 R.M. Gibson, J. Höglund (1992). Copying and sexual selection. *Trends Ecol.Evol.* 7:229-231.
95 M. Ridley, C. Rechten (1981). Female sticklebacks prefer to spawn with males whose nests contain eggs. *Behaviour* 76:152-161.
96 I.G. Jamieson, P.W. Colgan (1989). Eggs in the nests of males and their effects on mate choice of female sticklebacks. *Anim.Behav.* 38:859-865.
91 S.G. Pruett-Jones (1992). Independent versus nonindependent mate choice: do females copy each other? *Am.Nat.* 140:1000-1009.
97 N. Tinbergen (1951). *The Study of Instinct*. Oxford Univ. Press, Oxford.
98 J. van den Assem (1967). Territory in the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L. An experimental study in intra-specific competition. *Behaviour* (Supp.) 16:1-194.
78 M. 't Hart (1978). *De stekelbaars*. Het Spectrum, Utrecht.
99 T. Goldschmidt, Th.C.M. Bakker, E. Feuth-de Bruijn (1993). Selective copying in mate choice of female sticklebacks. *Anim.Behav.* 45:541-547.
100 T. Goldschmidt, S.A. Foster, P. Sevenster (1992). Inter-nest distance and sneaking in the three-spined stickleback. *Anim.Behav.* 44:793-795.
101 J.H. Crook (1964). The evolution of social organization and visual communication in the weaver birds (Ploceinae). *Behaviour* (Supp.) 10:1-178.
102 J.G. van Rhijn, M.S. Westerterp-Plantenga (1989). *Ethologie: Veroorzaking, ontwikkeling, functie en evolutie van gedrag*. Wolters-Noordhoff, Groningen.
103 N.B. Davies (1991). Mating systems. In: J.R. Krebs, N.B. Davies (eds.): *Behavioural Ecology. An Evolutionary Approach*. Blackwell, Oxford, p. 263-294.
104 S.T. Emlen, L.W. Oring (1977). Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* 197:215-223.
104 S.T. Emlen, L.W. Oring (1977). Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* 197:215-223.
105 H. Michaux (1967). *Barbaar in Azië*. Meulenhoff, Amsterdam.
106 J.H. Crook, S.J. Crook (1988). Tibetan polyandry: problems of adaptation and fitness. In: L. Betzig, M. Borgerhoff-Mulder, P. Turke (eds.): *Human Reproductive Behaviour, a Darwinian Perspective*. Cambridge Univ. Press, New York, p. 97-114.
107 G.W. Barlow (1991). Mating systems among cichlid fishes. In: M.H.A. Keenleyside (ed.): *Cichlid Fishes, Behaviour, Ecology and Evolution*. Chapman & Hall, Londen, p. 173-191.
108 M. Taborsky (1984). Broodcare helpers in the cichlid fish *Lamprologus brichardi*: their costs and benefits. *Anim.Behav.* 32:1236-1252.
109 G.P. Baerends (1986). The functional organisation of the reproductive behaviour in cichlid fish. *Annls Mus. R. Afr. Cent. Sci. Zool.* 251:3-5.
110 M.H.A. Keenleyside (1991). Parental care. In: M.H.A. Keenleyside (ed.): *Cichlid Fishes, Behaviour, Ecology and Evolution*. Chapman and Hall, Londen, p. 191-208.

111 T. Sato (1994). A brood parasitic catfish of mouthbrooding cichlid fishes in Lake Tanganyika. *Nature* 323:58-59.
112 T. Sato (1994). Active accumulation of spawning substrate: A determinant of extreme polygyny in a shell-brooding cichlid fish. *Anim.Behav.* 48:669-678.
113 B.J. Le Boeuf (1974). Male-male competition and reproductive success in elephant seals. *Am.Zool.* 14:163-176.
104 S.T. Emlen, L.W. Oring (1977). Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* 197:215-223.
114 C. Russel, W.M.S. Russel (1990). Cultural evolution of behaviour. *Neth.J.Zool.* 40:745-762.
115 N.E. Collias, E.C. Collias (1984). *Nest Building and Bird Behaviour*. Princeton Univ. Press, Princeton, N.J.
115 N.E. Collias, E.C. Collias (1984). *Nest Building and Bird Behaviour*. Princeton Univ. Press, Princeton, N.J.
52 K.R. McKaye (1991). Sexual selection and the evolution of the cichlid fishes of Lake Malawi, Africa. In: M.H.A. Keenleyside (ed.): *Cichlid Fishes, Behaviour, Ecology and Evolution*. Chapman and Hall, Londen, p. 241-257.
104 S.T. Emlen, L.W. Oring (1977). Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* 197:215-223.
116 D. Barash (1987). *De haas en de schildpad. Cultuur, biologie en de aard van de mens*. Bert Bakker, Amsterdam.
106 J.H. Crook, S.J. Crook (1988). Tibetan polyandry: problems of adaptation and fitness. In: L. Betzig, M. Borgerhoff-Mulder, P. Turke (eds.): *Human Reproductive Behaviour, a Darwinian Perspective*. Cambridge Univ. Press, New York, p. 97-114.

## 7 De nis: het ontstaan van structuur in levensgemeenschappen

Honderden roeipootkreeften liggen in een schaaltje onder het objectief van de microscoop waar ik al maanden doorheen tuur. Een van de kreeftjes staart me aan met een reusachtig oog dat half verbrijzeld is. Ik zet een streepje in mijn logboek. Ik wil weten hoeveel van deze cyclopen er in een liter water zitten op de plaats waar de zoöplanktonetende furu zich ophouden. Dan dooft het licht en verdwijnen de cyclopen in een zwart cirkelvormig gat.

Buiten banjeren meerkatten door het droge gras op zoek naar *mapera*, vruchten vol pitten. Er ontstaat tumult over een vrucht die een aap voor de neus van een ander weggrist. Overal om me heen concurreren dieren om voedsel en ruimte. Soortgenoten, maar ook dieren van verschillende soorten. Soms is de concurrentie indirect doordat dieren hetzelfde, beperkt aanwezige voedsel eten, soms ook direct, zoals bij deze apen die om voedsel vechten. Maar er is iets merkwaardigs aan de hand. Want terwijl ik deze verschijnselen, in het voorbijgaan, wél zie, kan ik ze niet vinden waar ik ze zoek: bij furu. Zonder twijfel zien de meeste onderzoekers wat ze willen zien. Wil ik soms niet? Jawel, vooropgezette ideeën in overvloed, maar ik zie echt niets.

Zal ik vissen gaan meten totdat de elektriciteit terugkomt? Rijen plastic emmers staan langs de wanden te wachten. Daarin zijn de furu opgeslagen die ik in de loop der jaren verzameld heb. Wat een slachting heb ik aangericht. Het zijn duizenden zoöplanktoneters van een stuk of tien soorten. Gevangen op verschillende tijdstippen van het etmaal, in verschillende delen van de Mwanzagolf, bij sterk uiteenlopend voedselaanbod. Het zal nog jaren duren voordat deze monsters zijn uitgewerkt. Nu al zijn mijn vingers

kromgetrokken en gerimpeld door de inwerking van formaline. Maar laat ik niet kleinzielig doen. Er zijn ergere dingen dan een bioloog die tijdens het op sterk water zetten van vissen langzaam zelf verandert in een ontkalkt gummidier.

Telkens als ik hoest en formaline proef, ben ik terug in een van onze Europese musea van natuurlijke historie. In de catacomben van het vroeg-negentiende-eeuwse gebouw spoelde ik formaline uit furu en zette de vissen vervolgens op alcohol; een beter conserveermiddel, maar in de tropen vaak schaars. Wanneer mijn ogen zo sterk prikten door de formalinedampen dat ik het werk niet langer volhield, verliet ik de spoelruimte om de onafzienbaar grote collectie te bekijken. Eerst een gietijzeren trap op om naar de begane grond te komen. Als je van die trap omhoog keek, was hoog in de lucht het skelet van een walvis zichtbaar. Geketend tussen galerijen van gietijzer hing hij daar als een geloogde god met kleine, elegante handen. Eens galmend aangespoeld op een strand, nu bijgezet in dit mausoleum. Het was altijd doodstil in dat gebouw. Soms zette ik de kraan open, alleen om de stilte te doorbreken. Of ik liep een stuk en stelde mezelf op mijn gemak met het geluid van voetstappen op profielijzer. Tijdens een van die excursies opende ik willekeurig twee ijzeren deuren en knipte het licht aan. In de kast die zo groot was als een huiskamer, stonden Afrikaanse buffels, alle met de koppen naar dezelfde kant gericht, de rechtervoorpoten licht geheven. Tijdens hun eerste stap in de ruimte waren ze gestold in de ‘natuurlijke houding’. Hoe lang stonden ze daar al zo, met die goedige, bijna sullige blik in hun ogen, starend naar de witte kastmuur alsof de film elk moment weer kon beginnen?

De buffels hadden olifanten als buren. Twee stieren, zij aan zij turend naar het zuiden. Twee volwassen wijfjes, eveneens zij aan zij, turend naar het noorden, hun vuilroze borsten stoffig tussen de voorpoten. Onder een van de wijfjes stond een olifantje met lege oogkassen. In een plastic zakje om zijn nek hingen drie glazen ogen. Vlak voor het olifantje lagen lappen savanne van plastic op stapels met een aantekening erbij: ‘Landschap uitgeleend, voor zover niet hier aanwezig.’

Kom, aan de slag, de savanne is mijn stiel niet. Ik liep terug naar het trapgat en daalde weer af in de catacomben. Zou ik nog even

naar de coelacant zoeken? Hij moest hier ergens zijn. Maar waar? ik was eerder alle potten gepasseerd en had ze op mijn gemak bekeken. Of zat hij misschien in die zwartgeschilderde glazen stolp? De weggeschoven stolp leek groot genoeg om een volwassen coelacant te bevatten. Ik zakte door mijn knieën en trok de stolp voorzichtig binnen bereik. Het deksel, dat aan de randen met vet was ingesmeerd, liet moeilijk los. Ik legde het terzijde en stapte achteruit. In de stolp zat een mensenhoofd. Ik slikte, kuchte achter mijn hand en proefde formaline. Ik vond dat ik het vat weer moest sluiten, maar kon niet nalaten nog even te kijken naar het etiket. Het geelwit geworden hoofd had toebehoord aan een Afrikaanse man en bevond zich al bijna een eeuw in deze collectie. Ooit was een anatoom aan de linkerwang begonnen. De huid en enkele spieren waren verwijderd. Met een lang pincet viste ik een doorzichtig buisje uit de alcohol, waarin zich een opgerold briefje bevond. Daarop stond: 'Musculus (onleesbaar) en musculus rhizorius op afdeling histologie. 712-912. JJH.' De lachspier versneden tot flinterdunne coupes. Was hier een reductionist het spoor bijster geraakt op zoek naar het wezen van de lach? Waar was de rest van het lichaam gebleven? Had de eigenaar van het hoofd ervoor getekend dat het zo met hem zou aflopen? Twee grote handen dalen op mijn schouder neer... Ik draai me met een ruk om en sta op. Ha, Melle. Toch nog gekomen.

'Een opstopping tussen Mwanza en Nyegezi,' zegt Melle, terwijl hij naar het raam loopt. 'Kijk, lateralis. Daar, zie je hem niet? Die kameleon. Bij die graspol.'

Melle pakt schrijfgerei, scalpel en keelkijker en verdwijnt naar zijn werkplek in de gang.

Ik loop langs de voorraad vissen op sterk water. 'Bottom trawl night, 25-12-83' staat er op de emmer die aan de beurt is. 'Kerstnacht op het meer,' schreef ik in mijn aantekenboekje. 'Gevlucht voor de kerstman op de jachtclub. Met Mhoja en Elimo het water op geweest om bij een heldere sterrenhemel te vieren dat het licht hier nooit verdwijnt.'

Ik draai de kraan open om de formaline van de vissen af te spoelen, maar tevergeefs. Er komt geen water uit, alleen gerochel en gesputter. Ik slenter mijn kamer uit en loop door de gang naar de vergaderzaal van het instituut. 'Tanzanian Research Institute for

Aquatic Ecology' staat er boven een prikbord. Er is niemand. Enkele hagedissen glippen door de tralies naar buiten. In de tuin gaat een wezelachtig wezentje met zebrastrepen, een mangoeste, op zijn achterpoten staan zodra hij me in de gaten krijgt, en slaat alarm door een hoog piepgeluid voort te brengen. Direct staan er zes andere mangoesten piepend op hun achterpoten om te kijken wat er aan de hand is. Ze slaan op de vlucht en dan is het weer doodstil.

Aan de muur het zwart-witportret van Nyerere. Lange houten tafels staan in het midden van de ruime zaal. De bijbehorende stoelen zijn ordelijk aan de kant geschoven. In een boekenkast staan planken vol biologische werken. Ze zijn allemaal geschreven in het Russisch, Koreaans en Japans, op twee na: een Duits werk, getiteld *Siamesische Zwillinge beim kleinen Maulbrüter* en een Engelse verhandeling op stencil, waarin wordt afgerekend met het idee dat katten telepathisch begaafd zouden zijn. Neem een moederkat met een nest jongen. Scheidt moeder en kroost tijdelijk door de moederkat in gezelschap van een onderzoeker onder te brengen op de zolderverdieping van een gebouw, terwijl de jonge katjes in gezelschap van een andere onderzoeker naar de kelder worden gebracht. Op een afgesproken tijdstip knijpt de onderzoeker in de kelder de jonge katjes in hun staart. De onderzoeker op zolder houdt nauwlettend in de gaten of de moederkat daarop reageert... Ik zet de verhandeling weer terug op zijn plaats. De inhoud van deze boekenkast verwondert me. Wilden de samenstellers van deze bibliotheek ten koste van alles voorkomen dat een Tanzaniaanse ecoloog er iets aan zou hebben? Of waren ze niet kwaadaardig, maar wat onpraktisch?

Ik verlaat het lage betonnen gebouw en loop over de patio naar de uitgang van het instituut. Het toegangshek is gesloten, maar zodra ik eraan rammel ontwaakt de *askari*, de soldaat, die in het bewakershokje in slaap is gevallen. '*Ndugu*, kameraad, jij gaat weer?' zegt hij vriendelijk, terwijl hij het hek openzwaait. Ik slenter het zandpad af. Als ik enkele honderden meters heb afgelegd, komt er in de verte een busje aanzoeven, omringd door een aura van goudgeel stof. Het zijn de Russen, de piloten en monteurs van de bommenwerpers. Ze komen hier wekelijks een bad nemen. Het busje wordt zo dicht mogelijk langs de oever van het meer ge-

parkeerd. De schuifdeur gaat open en de mollige Russen komen in zwembroek naar buiten. Ze maken looppas op de plaats. Zodra de laatste man uit het busje is gestapt, schieten ze schichtig over het open veld en plonzen in het water. Ik zwaai naar ze vanaf het zandpad. Weten ze wel dat het in dit warme, stilstaande water haast onmogelijk is om geen bilharzia op te lopen? Straks zitten ze met een buik vol wormen in hun bommenwerpers. Waren ze maar bereid te praten. Wat zouden ze ervan vinden dat de vakliteratuur die aan Tanzaniaanse biologen wordt geleverd, in het Russisch is gesteld? Nog maar eens zwaaien. De mannen gaan dichter bij elkaar zwemmen alsof ze zich bedreigd weten door een gevaar. Enkele ogenblikken later komen hun bleekgele lichamen weer boven water. In sukkeldraf keren ze terug naar het busje, de schuifdeur wordt dichtgesmakt en weg zijn ze weer.

Ik loop terug naar een akkertje dat de boekhouder van het instituut heeft aangelegd. Barrevoets, met opgestroopte broekspijpen, bewerkt hij de grond met een spade. Als ik hem roep draait hij zich om. Hij bukt zich, raapt iets op en houdt zijn handen op zijn rug. Zodra we tegenover elkaar staan, laat hij zien wat hij verborgen hield. Trots toont hij twee tomaten: ‘De eerste uit mijn tuin. Ze zijn voor jou.’ Ik neem het geschenk aan en bedank hem van harte. Pas achteraf besefte ik het belang van dat moment. Want door het zien van deze glanzende tomaten kristalliseerde een vage brij van boekenkennis en gedachten over de ecologische nis, in enkele uren, uit tot een samenhangend geheel.

Het instituut. Wie werken daar, behalve de boekhouder en de bewakers? Ongeveer dertig Tanzanianen: biologen, assistenten, technici, vissers, managers, secretaresses, een telefonist en een koffiejuffrouw. Bovendien zijn wij er te gast. Ons salaris komt uit het Westen en is ongeveer twintig keer zo hoog als dat van een Tanzaniaanse bioloog. Wij kunnen het ons veroorloven ons werk te doen en bioloog te blijven. Maar de Tanzanianen? Zij kunnen onmogelijk rondkomen van hun staatssalaris.

De eerste die het voor gezien hield, was de limnologe. Ze had de hoop opgegeven dat er subsidie zou komen voor de aanschaf van een dure lichtmeter, waarop ze haar zinnen had gezet. En ze was niet van plan voor prikkebeen te gaan spelen met een planktonnet of haar handen vuil te maken aan boord van een treiler. Daarvoor

was ze niet vijf jaar lang in opleiding geweest in Amerika, verstoken van familie en vrienden. Had ze soms de doctorstitel behaald om voor een hongerloon muggelarven te mogen turven in het Tanzaniaanse achterland? Op een morgen smeet ze enkele glazen maatkolven in haar laboratorium aan diggelen en liep naar buiten. Enige tijd verscheen ze niet op het werk, maar op een dag kwam ze terug met een spade over haar schouder. Daarmee ontgon zij een stuk grond vlak buiten de omheining van het instituut. Tomaten telend brengt ze er tegenwoordig haar dagen door.

Al spoedig volgde haar assistent, die de merkwaardige naam 'Partij van de Revolutie' droeg. Bij gebrek aan opdrachten spit hij een eind verderop in de stenige aarde. Ook de telefonist leeft nu voor en door zijn moestuin. Jarenlang koesterde hij de telefoon, stofte hem af en voorkwam dat anderen ermee speelden. Als hij een nummer draaide, benaderde en beroerde hij het toestel met religieuze overgave. De telefonist hunkerde naar het moment dat er een stemgeluid in de hoorn zou klinken, wat tot zijn spijt in jaren niet was gebeurd. Analoog was het lot van de boekhouder, de secretaresses, de manager, de koffiejuffrouw en vele anderen. Al deze mensen, die uiteenlopende functies hadden vervuld in het instituut, gaven hun eng omschreven rol op en namen in afwachting van gunstiger tijden hun toevlucht tot dezelfde nis: een bestaan aan de landbouw toegewijd.

Ik ga terug naar het laboratorium, piekerend over het convergeren van nissen tijdens deze moeilijke periode. Op de patio dansen twee bewakers op het *Stabat mater* van Pergolesi, dat door de gangen schalt. De muziek van Melle. De bewakers zwaaien naar me als ik voorbijkom en zeggen: '*Safi sana*, zeer goed, ze zingen als nonnen, *kama masister*, eh.' Af en toe wordt het serene stemgeluid van de countertenor overstemd door het gemekker van een geit. Het dier is vastgebonden aan de poot van een werktafel.

'Net geruild voor twee horloges,' zegt Melle, als hij mij ziet aankomen. 'Ik ben niet van plan om me daar schuldig over te voelen.'

'Melle, heb je al die akkertjes rondom het instituut zien ontstaan? De mensen hebben hun oorspronkelijke rol opgegeven. De differentiatie in nissen is verdwenen,' zeg ik.

Melle legt zijn scalpel neer en slaat zijn armen over elkaar: 'Ben je weleens richting Kenia gereden langs de oever van het meer?

Man, je weet niet wat je ziet. Ze vangen daar bergen nijlbaars. Die ingeslapen dorpjes veranderen razendsnel. Er stromen horden mensen toe van buiten af. Die vinden allemaal emplooi door de baars. Jij wroet nou wel in die ondoorzichtige modderpoel om iets te ontdekken over het ontstaan van nisdifferentiatie, maar het gebeurt voor je neus.'

'Hoe zo,' zeg ik. 'Een dorp is toch niet hetzelfde als een baai vol biologische soorten? Als metafoor is het aardig...'

Melle laat me niet uitspreken: 'De Sukuma. Je weet, dat zijn in de eerste plaats landbouwers. Verder houden ze vee en vangen ze af en toe een visje. Maar wat gebeurt er nu de nijlbaars in aantal toeneemt? Mensen met geld schakelen over op de visserij. Als dagtaak. Trouwens, ze investeren zoveel in netten en boten dat ze wel móeten om de kosten eruit te halen. Voor het eerst komen er professionele Sukumavissers, maar dat is nog maar het begin. Er komt groothandel in nijlbaarzen op gang, maar er zijn ook kleine handelaren die vissen per mand of per stuk opkopen. Er ontstaat een hele verwerkingsindustrie. Over een paar jaar ken je die dorpen niet meer terug. Nijlbaarzen schoonmaken, roken, bakken, in de zon drogen nadat ze gezouten zijn... Daar bestaan al mensen van. Dat worden beroepen. Zelfs het verwerken van zwemblazen is een vak en ook het koken van olie uit de ingewanden. En wat die vis allemaal aantrekt: botenbouwers, handelaren in brandhout voor het roken van vis, zoutmalers, restauranthouders, winkeliers in visbenodigdheden, fietsenmakers. Er is geen einde aan. Als je geïnteresseerd bent in het ontstaan van nisdifferentiatie zou ik daarnaar kijken. Je ziet het mechanisme in werking.'

Melle staat op om thee te zetten. 'De concurrentie is gruwelijk hard. Gehaaide jongens uit de stad maken de grote winsten. Ze kopen de beste vis op en exporteren die naar het buitenland. Wat overblijft is voor lokale handelaren, bijna uitsluitend mannen. Vrouwen hebben het helemaal moeilijk. Die worden in een marginale positie gedrukt. Ik denk dat zij het minst profiteren van de baars, omdat ze geen geld hebben. Ze ruilen cassavemeel met de vissers tegen overgeschoten nijlbaars,' besluit Melle.[117]

Hij strooit thee in een thermoskan en zegt: 'Als je het mij vraagt, verspil je je tijd.'

'Hoe kun je dat nou zeggen? Mensen met verschillende beroe-

pen zijn toch niet te vergelijken met biologische soorten. De nisdifferentiatie in zo'n dorpje ontstaat niet door natuurlijke selectie. Die ommezwaai vindt in een paar jaar plaats. Daar komt geen verschuiving in genfrequenties aan te pas. Straks is de nijlbaars op en, voordat je het in de gaten hebt, zijn het weer ingeslapen dorpen van landbouwers. Die veranderingen hebben niets met genetische evolutie te maken. Misschien is de concurrentie tussen individuen in een dorp tot op zekere hoogte vergelijkbaar met concurrentie tussen dieren van dezelfde furusoort, maar als concurrentie tussen dieren van verschillende furusoorten ook belangrijk is geweest, gaat de vergelijking al helemaal niet meer op.'

'Misschien wordt genetische evolutie wel gestuurd door culturele evolutie,' zegt Melle.

'Wacht nou even, niet alles tegelijk. Laten we voor een moment aannemen dat ons stekje in de Mwanzagolf vergelijkbaar is met een dorp.[66] In dat kleine gebied komen twaalf soorten afvaleters voor, zeventien soorten zoöplanktoneters, zesentwintig soorten viseters, tien soorten pedofagen. Dat is net zoiets als een dorp met twaalf bakkers, zeventien kruideniers, zesentwintig slagers, tien wasserettes en zo verder. Een vreemd dorp, want hoe is het mogelijk dat er economische ruimte is voor zoveel beoefenaren van een zelfde beroep? Hoe kunnen die naast elkaar blijven bestaan zonder moordende concurrentie om klandizie, die erop uitdraait dat erten slotte maar enkele vertegenwoordigers van elk beroep overblijven? Een gemeenschap van landbouwers die in enkele jaren verandert in een gedifferentieerde gemeenschap van vissers; natuurlijk is dat de moeite waard om te volgen. Maar het is iets anders dan waar ik naar op zoek ben. Furu zijn, denk ik, beter vergelijkbaar met darwinvinken. Dat zou ik willen weten, of het zwemmende darwinvinken zijn.'

Op de Galápagoseilanden komen dertien vinkesoorten voor, elk aangepast aan het eten van een ander type voedsel.[118] Deze verscheidenheid in dieet zou elke bioloog, al zag hij nooit een darwinvink eten, hebben voorspeld op grond van de sterk uiteenlopende snavelvorm en afmetingen. De snavels van de verschillende soorten vertonen globale overeenkomsten met tangen: met een combinatietang, met een draadkniptang, met een punttang, met een waterpomptang en zo verder. De vormen van de vinkebekken

zijn berekend op hun specifieke taak. Dit zeg ik nu zo gemakkelijk, maar er is tientallen jaren werk van een groep biologen voor nodig geweest om deze bewering experimenteel te toetsen.[5] Vorm en afmetingen van de snavel bepalen welke voedseltypen een vogel in principe kan verwerken. Of een bepaald soort voedsel ook werkelijk wordt gekozen, hangt grotendeels af van de beschikbaarheid van dat voedsel, van de moeite die het de vogel kost om het te verwerken en van de energetische waarde ervan.

Sommige vinken leven in bomen en eten voornamelijk kleine insekten, spinnen en nectar. Er is een vegetarische vink, die zich voedt met vruchten, bladeren en knoppen. Andere boomvinken peuteren insekten en spinnen uit dood hout. Vinken die op de grond scharrelen, eten zaden die ze eerst gekraakt hebben. En net als bij furu komen er specialisten voor die op een bizarre manier aan voedsel komen, zoals de vinken op de eilanden Darwin en Wolf, die met hun scherpe snavels bloedvaten van zeevogels openpikken en het bloed dat eruit sijpelt, opdrinken.

Er is op de Galápagoseilanden, net als in Tanzania, een afwisseling van natte en droge seizoenen. Naarmate het droge seizoen voortschrijdt, zijn er steeds minder vruchten en zaden beschikbaar voor de vinken. En tegen het einde van de droge periode zijn er veel vinken van honger omgekomen.

De diëten van drie grondvinken (Geospizasoorten) die aan het begin en einde van het droge seizoen met elkaar werden vergeleken, vertoonden het volgende beeld. Aan het begin van het droge seizoen, als er nog voedsel in overvloed is, eten de drie soorten zachte, gemakkelijk te hanteren vruchten, zaden en rupsen. De diëten overlappen elkaar grotendeels en wie alleen in deze tijd van het jaar gaat kijken, zou ten onrechte tot de conclusie kunnen komen dat deze drie soorten dezelfde ecologische nis bezetten. Later, aan het einde van het droge seizoen, is de overlapping in dieet veel kleiner geworden en beperkt elk van de soorten zich tot die voedseltypen waarvoor zijn snavel het geschiktst is. De relatie tussen snavelvorm en dieet wordt dus pas duidelijk tijdens een periode van voedselschaarste. Alleen wie kijkt in een periode dat de vogels het moeilijk hebben, ontdekt de aanpassingswaarde van de verschillen in snavelvorm en afmetingen: het zijn bottleneckadaptaties.[5]

De verschillende vinkesoorten bezetten elk een andere ecologische nis. Concurrentie om voedsel heeft bij het ontstaan van die nisdifferentiatie waarschijnlijk een belangrijke rol gespeeld. Maar hoe zit het bij furu? Bezetten de verschillende soorten van een zelfde trofisch type, zoals de viseters, elk een andere nis? Er is nisdifferentiatie tússen viseters, slakkenkrakers, algeneters en andere trofische groepen, maar hoe zit het bínnen een zelfde groep? Zwemmen de dieren die tot hetzelfde trofische type behoren willekeurig door elkaar heen en spelen ze een zelfde rol in het ecosysteem? Jagen of grazen ze op dezelfde manier en eten ze hetzelfde voedsel? Zo ja, dan is er iets vreemds aan de hand.

## Op de vlucht voor de Sungu Sungu

Op een zondagmorgen staat er een jongen voor de deur met een briefje van de directeur van het instituut: ‘Could you please visit me in the afternoon. Best regards, in Jesus' name, Katonda.’ In de namiddag slenter ik de berg af, op weg naar Katonda, die dicht bij het instituut een klein huis bewoont. Zodra ik het erf oploop, zwermen er joelende kinderen om me heen. Katonda verwelkomt me en praat honderduit over de droogte, over zijn ambitie om in de politiek te gaan en over de nijlbaarskwestie. Telkens voordat hij van onderwerp verandert, vraagt hij of ik niet vergeten ben dat ik hem een vierpitsgasstel heb beloofd voordat ik terugga naar huis?

‘Ik heb veertien monden te voeden,’ zegt Katonda lachend, terwijl een kluwen peuters aan hem hangt en over hem heen klautert. Niet allemaal eigen kinderen, maar ook neven en nichten waarmee Katonda is opgezadeld omdat hij een redelijk inkomen heeft.

Een van de kleuters rent door de kamer met een kippeveer in zijn handen en zegt: ‘Ik ga je slachten, ik ga je slachten.’ Dan maait hij vervaarlijk met zijn arm voor de veer langs.

‘Waarom hebt u mij laten komen?,’ vraag ik.

‘Right. This is an important topic,’ zegt Katonda ernstig en vervolgt in het Swahili: ‘Heb je de Oegandezen al gezien? Ze zijn aangekomen. Maar we hebben geen huis voor ze. Ik heb overal geïnformeerd, maar alle huizen van het instituut zijn verhuurd en, zoals je ziet, begint deze kamer aardig vol te raken.’

Katonda buigt zich voorover en klapt in zijn handen om een kip

naar buiten te jagen die op de onderste plank van de vrijwel lege boekenkast is gaan zitten. ‘You are living alone in the house on the hill. So I thought... these people are coming to do research with you. If you want to educate them, it is better that they stay with you day and night.’

‘Ik wil helemaal niemand opvoeden,’ zeg ik.

Maar Katonda dringt aan. ‘Je kent de verschrikkelijke geschiedenis van deze mensen. Ze overleefden de terreur in Oeganda. Ze rekenen op onze hulp en ik op de jouwe.’

‘Voorlopig dan,’ zeg ik.

Nog diezelfde avond staan de Oegandezen voor de deur. Zijn dit studenten? Deze mannen zijn ten minste tien jaar ouder dan ik. Huisvaders die vrouw en kinderen in Oeganda achterlieten om een wetenschappelijke graad te behalen. De Oegandezen hebben Engelse voornamen: Bill, Graham en Francis. Hun achternamen heb ik maar half verstaan. Ik wijs elk van hen een kamer. Ze pakken hun bagage uit en keren terug naar het centrale vertrek dat vanaf dit moment de gemeenschappelijke ruimte is. We drinken koffie en trekken ons vervolgens terug. Ik ga op mijn bed liggen en overdenk voldaan deze dag: eindelijk onderduikers. Alleen die opmerking van Francis begreep ik niet: ‘Amin was not that bad.’ Hoe kreeg hij zo'n zin over zijn lippen? Bill en Graham hadden het niet tegengesproken. Was ik zo slecht op de hoogte? Of had Katonda me opgescheept met drie handlangers van de tegenpartij? Geen wonder dat ze geen onderdak hadden kunnen vinden. Die nacht sliep ik nauwelijks.

De volgende morgen bij zonsopgang word ik gewekt door de onderduikers, die een bandje met muziek van Archie Shepp hebben ontdekt en dat luid afspelen. Ik sta op en tref ze aan het ontbijt in de gemeenschappelijke ruimte. Ze drinken thee en eten brood dat ze zelf hebben meegebracht. Ze nodigen me uit aan de ontbijttafel. Als ik wrevelig vertel dat ik pas om zeven uur wil opstaan, zegt Graham lachend: ‘Unusual.’ Ik zet de muziek af en ga terug naar mijn kamer. Klaarwakker blijf ik wachten totdat het zeven uur is. Als ik te voorschijn kom, zijn de Oegandezen verdwenen. Die morgen verschijnen ze niet op het instituut. Zouden ze mijn hulp nodig hebben? Tijdens de middagpauze loop ik de berg weer op om te kijken of ze daar zijn.

Als ik bij het huis aankom, staat de deur wagenwijd open. In de gemeenschappelijke ruimte tref ik een onbekende: een buikige man. We kijken elkaar enige tijd zwijgend aan. De man plukt aan zijn snor.

'Wat doet u hier?' begin ik.

'Ik werk hier. *Mpishi*, ik ben de kok,' zegt de man vriendelijk.

'Daar weet ik niets van. Dit is mijn huis.'

'Wees welkom,' zegt de man. 'Pak een stoel.'

'Waar zijn de Oegandezen?' vraag ik aan de kok, die een schort van tafel pakt en het om zijn middel knoopt.

'De Oegandezen?' herhaalt hij. 'Prisca, er is een zwerver aan de deur. Hij wil weten waar de Oegandezen zijn.'

Uit de badkamer komt zingend een jonge vrouw te voorschijn. Ze draagt een gifgroene jurk zonder mouwen. Haar handen zitten onder het sop.

'*Wamekuenda mjini*, ze zijn naar de stad gegaan. Je hebt pech. Ze zijn net vertrokken.'

'U werkt hier ook?'

'Eh,' zegt de vrouw vrolijk. '*Nimepata kazi*, ik heb werk.'

'Ik woon hier,' zeg ik haar, terwijl mijn oog valt op een kalenderplaat van een Zwitserse alpenweide die er vanochtend nog niet hing.

'Des te beter,' zegt de vrouw. 'Als je iets te wassen hebt?'

'Waar is de sleutel?'

'Die heeft de kok,' zegt de vrouw.

Ik ga weer zitten en zucht: 'Goed. 's Lands wijs, 's lands eer.'

'Eh, meneer,' zegt de kok instemmend. 'Welkom aan tafel.'

Hij zet een dampend bord gekookte banaan met bruine bonen voor me klaar.

'Het ruikt in elk geval heerlijk,' zeg ik, terwijl ik probeer te bedenken waar ik de komende tijd zou kunnen onderduiken. Op het meer misschien, met Mhoja en Elimo. Ze kunnen elk moment opgeroepen worden om hun dienstplicht te vervullen voor de Sungu Sungu, een traditionele volksmilitie. Sinds kort is deze burgerwacht weer werkzaam, omdat de officiële politie al lang geen greep meer heeft op veediefstal en andere misdrijven in de dorpen. Elk moment kunnen er voormannen van de Sungu Sungu met platte hoofddeksels vol kippeveren op de stoep staan om Mhoja en

Elimo voor onbepaalde tijd te ronselen. Ze hebben er helemaal geen zin in en polsten al of ze niet tijdelijk bij me in zouden kunnen trekken.

Wanneer ik Mhoja en Elimo het plan voorleg om enkele weken het meer op te gaan, hebben ze daar niets op tegen. Er is alleen een probleem. Het is ramadan. Ze mogen overdag niets eten en niets drinken. Het is zwaar in deze hitte. Nu al beginnen ze zich zwak te voelen en de vastenperiode is nog maar net begonnen.

'En als ik voor jullie kook en zorg dat er 's avonds sigaretten zijn en koffie?'

'*Sawa, sawa*, al goed, wanneer gaan we?'

'Zodra ik het schema voor ons experiment heb uitgewerkt.'

De daaropvolgende dagen bereid ik het werk op het water voor. Ik sla voldoende voedsel en koffie in om ten minste een week weg te kunnen blijven. Bovendien koop ik een kookstel, houtskool en lucifers. Deze onderneming overvalt me een beetje. Wat wilde ik ook weer weten?

Volg een willekeurige voedselketen. Algen worden gegeten door algenetende kreeftjes van microscopisch kleine afmetingen. Deze in het water zwevende kreeftjes worden gegeten door planktonetende insektelarven. Insektenetende furu eten deze larven. De insektenetende vis zelf wordt weer gegeten door een meerval. Vijf trofische niveaus en het einde van de voedselketen is bereikt. Soms zijn voedselketens korter, bijvoorbeeld de volgende: organisch afval, afvaletende furu, furu-etende meerval. Maar ze zijn zelden langer. Een hoger aantal dan vijf trofische niveaus in een voedselnetwerk is uitzonderlijk. Een soortenrijk ecosysteem houdt onvermijdelijk een groot aantal soorten per trofisch niveau in en niet een groot aantal trofische niveaus, want dat is energetisch onmogelijk, zoals in hoofdstuk 9 ter sprake zal komen.

Maar voor hoeveel soorten per trofisch niveau is er plaats in een stabiel ecosysteem? Raakt de furugemeenschap in de Mwanzagolf eigenlijk ooit vol? Laatst, in de Serengeti, moest ik daar weer aan denken.

De dag loopt ten einde. Hoog in de lucht zweeft een gier, klinkers schrijvend op het strakke blauw, muzikaal bijna. Totdat hij een lange kras in de lucht maakt, schuin naar beneden, en tussen

het gras verdwijnt. Ik ga erachteraan met de landrover en tref de witkopgier op enige afstand van het nog dampende kadaver van een wildebeest. Er wroeten gevlekte hyena's in. Hun bebloede koppen verdwijnen diep in het dode lichaam en komen er af en toe even uit te voorschijn. Een van hen kijkt in mijn richting en dan naar boven. Meer gieren die aan komen zeilen. Grote en kleine. Sommige met kale, groenblauw uitgeslagen nekken. Verschillende soorten: een heel stel witruggieren, een paar rüppelsgieren en een aasgier. Geen zwarte oorgier dit keer. Goudbruine jakhalzen trippelen kwijlend heen en weer achter de hyena's, maar krijgen nog geen kans bij het lijk te komen. Behalve de gieren staan er ook drie maraboes en een raaf te wachten. Ze kijken de andere kant op, alsof ze niets met deze bloederige schranspartij te maken willen hebben.

Een dampend kadaver. Nee, laat ik niet bij het begin beginnen, maar op het moment dat de hyena's en de meeste jakhalzen verzadigd zijn en vertrekken. Het lijk is nu een karkas, een grotendeels ontvleesd lichaam. Dat is wat er overblijft voor de gieren en enkele andere aasetende vogels. Daarmee zullen ze het moeten doen. Zes soorten gieren met een verspreiding in Afrika die een grote overlapping vertoont. Wat gebeurt er op het moment dat de gieren kunnen beginnen te eten? Storten ze zich met zijn allen op het karkas? Dat was mijn indruk, maar zo is het niet.[119] Er is een zekere ordening, een taakverdeling. De witrug- en rüppelsigeren met hun lange nekken beginnen als eerste te eten. Ze trekken flinke stukken zacht vlees uit het lijk. Een kale nek is ideaal om diep in een kadaver te steken en bovendien zijn hun schedels en snavels vooral geschikt om mee te trekken. Op het maken van draaibewegingen en het afscheuren van repen vlees en huid zijn deze vogels niet gebouwd. De zwarte oorgier en witkopgier wel. De kapgier en de aasgier ten slotte spelen weer een andere ecologische rol bij het opruimen van het kadaver. Ze pikken kleine stukjes vlees op rondom het kadaver. Ook hier weer een zekere scheiding in activiteiten. De aasgier pikt vooral stukjes vlees van botten, de kapgier pikt als een kip stukjes van de grond. Als de andere gieren allang weer verdwenen zijn, lopen de kapgieren vaak nog rond bij het karkas.

Zes soorten gieren die bestaan van een zelfde voedselbron, maar gespecialiseerd zijn in het verwerken van verschillende delen van

het karkas. Het is vol bij zo'n karkas en er is veel agressie te zien. Meestal gevechten tussen soortgenoten, maar ook tussen individuen van verschillende soorten, vooral als ze hetzelfde voedsel eten. Is de grens van het aantal soorten gieren dat van karkassen kan bestaan bereikt? Of zou er plaats zijn voor een groter aantal soorten als ze maar ontstonden? Dat is in dit geval niet goed voorstelbaar, maar het zou wel zo kunnen zijn bij furu. Niet alleen is het aantal soorten van gangbare trofische typen zoals viseters, planktoneters en afvaleters uitzonderlijk hoog, maar bovendien creëren deze visjes ook allerlei nissen waar een ecoloog van tevoren nooit aan gedacht zou hebben: snuitomstulpende pedofagen, schoonmakers, schubbenschrapers. Wie kwam als eerste op het idee van de wasserette? Zo inventief als de bedenker daarvan, waren furu herhaaldelijk, natuurlijk zonder zich daarvan bewust te zijn. Ecologen kunnen zelden voorspellen voor hoeveel soorten er nog plaats is in een dierengemeenschap en zeker niet voor de furugemeenschap in het Victoriameer. Ik begrijp er vooralsnog niets van dat er maar drie fytoplanktonetende soorten zijn, maar meer dan honderd viseters. Meestal is het aantal soorten aan het begin van de voedselketen aanmerkelijk hoger dan aan het einde, maar bij furu is het net andersom.

Er zijn vermoedelijk ecologische regels die, tot op zekere hoogte bepalen welke structuur een cichlidengemeenschap krijgt.[120] Maar het zicht op die wetmatigheden is slecht doordat allerlei andere invloeden het beeld vertroebelen. Dat er wetmatigheden moeten bestaan, leert vergelijking van de soortenzwermen in de verschillende meren. Telkens weer evolueren in grote lijnen dezelfde trofische groepen, zoals algeneters, zoöplanktoneters, insekteneters, viseters. Zelfs bizarre specialisten zoals pedofagen evolueerden zowel in het Malawimeer als in het Victoriameer. Toen Greenwood indertijd bekendmaakte dat er in de soortenzwerm van het Victoriameer geen zoöplanktoneters voorkomen, wekte dat verwondering. Dat was interessant. Een trofische groep die steevast evolueerde, behalve in dat ene meer. Later bleek dat er wel degelijk zoöplanktoneters waren, ruim twintig soorten zelfs. Greenwood had voornamelijk in de oeverzone gekeken, terwijl de meeste zoöplanktoneters in open water vertoeven.

Waar een soort wel of niet voorkomt, wordt in de eerste plaats

bepaald door de aard van de omgeving: fysische omstandigheden, het klimaat en ook de beschikbaarheid van voedsel. Bovendien kan de aanwezigheid van andere dieren, zoals potentiële concurrenten en roofdieren, van grote invloed zijn.[121] Ontstaat er concurrentie om ruimte en voedsel wanneer het aantal soorten dat dezelfde bestaansbronnen aanboort, te hoog wordt? Als dat zo is, zou ik aanwijzingen moeten vinden voor het bestaan van concurrentievermijdende mechanismen. Zeker als soorten zozeer in uiterlijk en gedrag op elkaar lijken dat ze een vrijwel identieke rol spelen in het ecosysteem. In de jaren dertig kwam de ecoloog Gause op grond van laboratoriumexperimenten tot de conclusie dat twee soorten die aanspraak maken op exact dezelfde bestaansbronnen, niet naast elkaar kunnen voortbestaan.[122] Als deze bestaansbronnen tenminste beperkt aanwezig zijn. Een van de twee soorten zal de concurrentiestrijd op den duur winnen en als enige overblijven: het beginsel van uitsluiting door concurrentie. Wat blijft er overeind van de hypothese van Gause in de Mwanzagolf, waar sommige trofische groepen door tientallen soorten zijn vertegenwoordigd? Een onderzoeker wordt geacht nergens op te hopen - het achterhalen van 'de waarheid' uitgezonderd - maar ik zag in stilte uit naar het moment dat het beginsel van uitsluiting door concurrentie aan diggelen zou gaan. Een tegenvoorbeeld. Een klap voor het establishment van de ecologie die zich vastklampt aan enkele schaarse ecologische wetmatigheden waaronder deze hypothese. Zou ik wel concurrentie aantreffen, of aanwijzingen vinden voor het bestaan van concurrentievermijdende mechanismen, dan had ik helaas niets ontdekt. Het zou betekenen dat de mechanismen die de furugemeenschap structuur verlenen vermoedelijk niet anders zijn dan elders. De soortenzwerm in het Victoriameer zou model kunnen staan voor het ontstaan van differentiatie in veel oudere, verder voortgeschreden radiaties zoals die van de Australische buideldieren, de halfapen op Madagaskar of de Zuidamerikaanse gordeldieren.

Deze gedachten speelden door mijn hoofd terwijl ik roerde in een pot met maïspap. Stijf als stopverf moest de pap worden. Wat bladgroente erbij, een uitje, een paar tomaten en zo nog even een trek met het sleepnet maken voor een vis. Met een hamer sla ik enkele grove korrels zout fijn op de zitplank van de boot. Het houts-

koolstel, waarop ik de maaltijd bereid, staat op de vlonders. Ik zit er gehurkt voor. Precies een half uur na zonsondergang moet het eten klaar zijn.

Wat vinden jullie daar nou van? Dat de Oegandezen zonder mijn medeweten een kok en een wasvrouw aanstellen in mijn huis?

'Logisch,' zegt Elimo mat.

'Zonder kok begin je niets,' grinnikt Mhoja.

Elimo boet een gat in een kieuwnet dat we later op de avond nodig zullen hebben. Mhoja is roerganger en staart wezenloos voor zich uit. Langzaam varen we de Nyegezibaai uit. Aan de wal lichten vuurtjes op tussen het struikgewas. Het zijn plaatsen waar illegaal *moshi*, sterke drank, wordt gestookt.

'Wat voor vis willen jullie het liefst eten?' vraag ik.

'*Sato*, nijltilapia,' zeggen Mhoja en Elimo zonder aarzeling.

'Dat is niet gemakkelijk. Dan moeten we een trek vlak langs de oever maken. Misschien daar, over zand, voor de rotsen langs.'

Mhoja maakt het sleepnet in orde en werpt het uit.

Waar ben ik aan begonnen? Eindelijk zou ik iets gaan ontdekken en nu heb ik weer een drijvend restaurant. Mhoja en Elimo kijken naar het westen. Een rood lint van licht, op de grens van lucht en water, wordt smaller en smaller. Mhoja en Elimo gorgelen iets in het Sukuma en steken een sigaret op. Ze inhaleren diep en zakken onderuit. Zuchtend van genot blazen ze de rook uit in grote wolken.

Als we even later het net binnenboord halen, zegt Mhoja: '*Mawe*, stenen. We hebben stenen gevangen.'

Hij schudt de moordkuil uit en springt opzij om te vermijden dat de vangst op zijn tenen valt. 'Eh, wat is dat?'

In het schijnsel van de zaklantaarn waarmee ik Mhoja bijlicht, spartelen enkele zilveren visjes op een plastic cementzak, die met touw is dichtgebonden. Mhoja haalt een zakmes uit zijn broekzak en snijdt de touwen door, maar behalve met touw is de zak ook met breed plakband omwikkeld. Mhoja maakt een gat in de zak, scheurt hem open en schudt hem uit. De bodem van de boot ligt bezaaid met bankbiljetten. Honderden briefjes van honderd.

'Eh, eh, eh.' Met verbazing staan wij naar het geld te kijken.

'Maisha,' zegt Elimo.

‘Esther,’ zegt Mhoja.

Er volgt een gefluisterde opsomming van meisjesnamen, die het midden houdt tussen beurtzang en gebed: ‘Salome, Rebecca, Theresa.’ Intussen staart Nyerere ons duizendvoudig glimlachend aan vanaf de bodem van de boot.

Na een minuut zegt Elimo, terwijl hij graait in het geld: ‘*Haina maana*, het heeft geen betekenis.’

‘Oud geld,’ antwoordt Mhoja. ‘Zouden we het nog kunnen inwisselen?’

‘Nee,’ zeg ik. ‘Dat kon maar kort. Juist om te voorkomen dat zwart geld wit zou worden gemaakt. Dit geld is waardeloos.’

Ik maak enkele furu schoon en kook ze.

Mhoja en Elimo stoppen de bankbiljetten terug in de zak en mopperen ondertussen tegen me in het Swahili: ‘Wie stonden er bij de bank in de rij om geld voor de Indiërs te wisselen? Precies. Dat mogen wij voor ze doen. In kleine porties, zodat het niet opvalt.’

‘Laat ze zelf hun zwarte geld wisselen. Maar dat durven ze niet. Veel te bang dat ze gepakt worden.’

‘*Wabaya*, slechte mensen,’ besluit Mhoja hoofdschuddend.

‘En verantwoordelijk voor het instorten van de Weimarrepubliek,’ mompel ik, terwijl ik de maïspap hoog op de Wedgwoodborden schep, die ik ooit op koninginnedag kocht in de Amsterdamse binnenstad.

## Het experiment

Voor het experiment heb ik de zoöplanktoneters uitgekozen. Van deze dieren komt in de Mwanzagolf een behoorlijk aantal soorten voor, ten minste veertien. De helft van deze soorten is gemakkelijk te vangen. Ze zijn algemeen. Bovendien zijn ze klein en liggen ze prettig in de hand. Maar de belangrijkste reden om juist naar deze soorten te kijken, is dat ze in bouw zo sterk op elkaar lijken. Het uiterlijk van deze dieren wekt de verwachting dat ze een soortgelijke, zo niet identieke rol in het ecosysteem spelen. Als déze soorten tijdens perioden van voedselschaarste niet met elkaar concurreren om ruimte of voedsel, welke dan wel? Als ik bij deze groep geen aanwijzingen zou vinden voor het bestaan van concurrentie

of concurrentievermijdende mechanismen, zou ik geneigd zijn te denken dat concurrentie geen rol speelde en speelt bij het ontstaan en handhaven van structuur in de furuzwerm. Maar ik loop op de zaken vooruit. Want is er eigenlijk wel structuur, of zwemmen de individuen van al die soorten chaotisch door elkaar, willekeurig gemengd als de genummerde balletjes voor de trekking van de lotto?

Snel werd duidelijk dat de zoöplanktoneters niet gelijkmatig verdeeld zijn over de Mwanzagolf. Er is een soort die uitsluitend boven zandbodems voorkomt, terwijl de overige soorten alleen voorkomen boven modderbodems. Maar ook tussen deze modderminnende soorten bestaat een zekere horizontale verdeling. Sommige ervan komen vooral in beschutte baaien voor, andere in het open water van de golf, waarop de wind meer vat heeft. Ook is er een groep die alleen in diep water verblijft. Een diep meer is als een hoog bos. Anders dan op de savanne of in de toendra is er een derde dimensie, de verticale, waarover soorten zich kunnen verdelen. In de Mwanzagolf doen de zoöplanktoneters dat ook. Wanneer er een verticaal kieuwnet wordt gezet, dat als een scherm de hele waterkolom beslaat van oppervlak tot bodem, zwemmen sommige soorten altijd op dezelfde diepte in het net. Haplochromis argens bijvoorbeeld, een zilverwit visje met een rode staart, is de bovenste twee meter van het water zo trouw dat er magnetische aantrekkingskracht in het spel lijkt te zijn. Andere soorten zitten vooral bij de bodem. Er is een uitgesproken verticale zonering, die doet denken aan de gelaagdheid in een spekkoek. Maar er komen behalve honkvaste soorten ook migrerende soorten voor. Zij zakken 's morgens langzaam naar beneden van ondiep naar diep water en migreren na zonsondergang weer omhoog. Ze volgen hun prooien, die een zelfde migratie maken, op de voet. De verschillende zoöplanktoneters zijn ruimtelijk van elkaar geïsoleerd en bezetten binnen de Mwanzagolf elk een eigen microhabitat, uitgezonderd twee soorten: Haplochromis heusinkveldi en pyrrhocephalus. Deze hebben vrijwel dezelfde ruimtelijke verspreiding, maar zijn desondanks ecologisch vergaand geïsoleerd doordat ze een verschillend dieet hebben, op andere plaatsen hun jongen grootbrengen en in verschillende perioden broeden.[123] Er bestaat dus wel degelijk nisdifferentiatie bínnen de groep van zoöplank-

toneters, al zijn de anatomische verschillen tussen de soorten op het eerste gezicht nog zo klein. Elke soort combineert op een unieke manier voedselvoorkeur, woongebied en foerageertechniek. Een zelfde differentiatie bestaat binnen elk van de overige trofische groepen, zoals de viseters, de slakkenkrakers, de insekteneters en de afvaleters. Telkens wanneer soorten van een bepaalde trofische groep in detail worden vergeleken, blijkt dat elke soort zich verschanst in een eigen ecologische nis, hoe gering de beschikbare ecologische ruimte ook moge zijn.[124] En wordt er gericht gekeken naar de functionele anatomie van de dieren, dan duiken er aanzienlijke verschillen op, bijvoorbeeld in de bouw van kieuwen en netvliezen.[125]

Hoe komt het dat een soort als Haplochromis argens, die zich ophoudt in een scherp afgebakend woongebied, zijn microhabitat zo zelden verlaat? Voor deze ene soort geldt waarschijnlijk dat de bovenste meters van de waterkolom het optimale woongebied vormen. Want bij een relatief laag voedselaanbod zijn deze visjes als enige in staat te foerageren met even grote efficiëntie als bij een hoog voedselaanbod. In tegenstelling tot exemplaren van andere zoöplanktonetende soorten die in de microhabitat van Haplochromis argens werden gevangen, dat wil zeggen in de marge van hun eigen woongebied - een aanwijzing dat Haplochromis argens superieur is in zijn eigen nis. Furusoorten die superieur zijn in hun eigen nis... Is dat verbazingwekkend? Spreekt dat niet vanzelf? Wel voor degenen die menen dat concurrentie de drijvende kracht is geweest achter het ontstaan van opdeling in microhabitats. Maar aanwijzingen voor concurrentie om voedsel of ruimte vond ik niet. Ik zocht eindeloos naar verschuivingen in de verticale verspreiding van zoöplanktoneters die zouden kunnen worden toegeschreven aan concurrentie om ruimte met zoöplanktoneters van andere soorten. Het zou toch denkbaar zijn dat wanneer de ene soort in grote aantallen aanwezig was op een bepaalde diepte, een andere soort - een potentiële concurrent - van die plaats verdrongen werd. Tientallen keren kookte ik voor Mhoja en Elimo in het bootje, tientallen keren zetten we onze verticale nette en brachten we een etmaal op het water door, maar aanwijzingen voor het bestaan van concurrentie om ruimte of voedsel leverden deze tochten niet op. Natuurlijk niet, zeggen de orthodoxe ecologen,

die er vast van overtuigd zijn dat er concurrentie in het verleden heeft plaatsgevonden.[126] Als iets werkelijk belangrijk is, zoals het vermijden van concurrentie, dan is dat allang geregeld. Het zou wel erg toevallig zijn als een bioloog dat net meemaakte. En wat is die strakke zonering in de ruimte anders dan een concurrentievermijdend mechanisme? Op de orthodoxe nistheorie is vanaf 1977 felle kritiek gekomen.[127] Sommige biologen betwijfelen of concurrentie om ruimte en voedsel een dominante kracht is geweest bij het structureren van levensgemeenschappen. Ze spreken van 'the ghost of competition past'. Deze critici van de concurrentiehypothese menen dat de huidige verspreidingspatronen van dieren, bijvoorbeeld van vogels op Nieuw-Guinea en de vele eilanden daar in de buurt, niet noodzakelijk het resultaat zijn van concurrentie in het verleden. Zeker, hun verspreidingspatronen wekken wel die indruk, want sommige vogelsoorten komen nooit samen voor op hetzelfde eiland. Sommige combinaties van soorten lijken 'verboden' te zijn. Tengevolge van uitsluiting door concurrentie zouden sommige soorten nooit naast elkaar voorkomen.[121] Maar zou dit patroon niet evengoed door het toeval - een conglomeraat van niet te achterhalen oorzaken - tot stand gekomen kunnen zijn?[127]

Hoe zou ik kunnen nagaan of de zonering van de zoöplanktoneters het gevolg was van interacties tussen soortgenoten of van interacties tussen zoöplanktoneters van verschillende soorten? Hoe zou ik erachter kunnen komen of de verspreidingspatronen van furu het gevolg zijn van concurrentie in het verleden? Waarom werkte ik net aan een meer waar ecologen in het duister moeten tasten, terwijl de meeste meren met soortenzwermen van cichliden glashelder zijn? Waarom werkte ik aan dieren die wel zes weken zonder eten kunnen, zodat het lang duurt voordat de gevolgen van concurrentie om voedsel zichtbaar worden? Waarom zwom net nu het werk op gang begon te komen de nijlbaars, een grote roofvis, ons onderzoeksgebied binnen? Dit was wel het slechtst denkbare moment om concurrentie aan te tonen. Waarschijnlijk hadden de zoöplanktoneters ruimte en voedsel in overvloed sinds de nijlbaarzen deze visjes in hoog tempo opvraten.

Duidelijk is dat er structuur bestaat in de furuzwerm. Maar of concurrentie, andere mechanismen of het toeval daar verantwoor-

delijk voor zijn geweest, daar kom ik vermoedelijk niet meer achter. In een razend tempo is de gemeenschap aan het veranderen. Kan ik daar dan misschien gebruik van maken? Er is vergaande ecologische isolatie tussen de soorten van een trofische groep. Dat verklaart zeker ten dele hoe zoveel soorten per trofische groep naast elkaar kunnen bestaan, maar is er niet meer aan de hand? Elke soort is, zelfs in zijn eigen habitat, alleen dominant onder bepaalde omstandigheden. Die optimale omstandigheden zullen van soort tot soort verschillen. Nu eens zal de omgeving ideaal zijn voor de ene soort, even later voor een andere. Tengevolge van fluctuaties in de milieuomstandigheden zal het aantal individuen waardoor een soort wordt vertegenwoordigd stijgen of dalen. Er zijn wiskundige modellen die voorspellen dat instabiliteit van de omstandigheden op de korte termijn, het stabiel samenleven van soorten op de lange termijn kan bevorderen.[128] 'Stabiliteit op de lange termijn' wil hier zeggen: het vermogen van een levensgemeenschap om te herstellen van extreme schommelingen in de dichtheid van een van de soorten uit het systeem. 'Instabiliteit op korte termijn' betekent dat de aantallen van sommige soorten zo sterk dalen dat ze zouden uitsterven als de trend zich lang voortzet. Stabiliteit op de lange termijn die alleen kan bestaan dankzij instabiliteit op de korte termijn. Het klinkt veelbelovend, maar ik vrees dat de instabiliteit die ik op korte termijn zie - hier voor mijn neus in de Mwanzagolf - zal leiden tot instabiliteit op lange termijn. Een ecosysteem moet veren, het moet elastisch zijn. Maar dit ecosysteem staat op springen. De ene na de andere schakel in de voedselketen verdwijnt. Het systeem staat onder stress. Straks knapt het. Ik ben te laat.

## Eindnoten:


117 T. Odijk, B. Oosterhoff (1992). *Sociaal-economische en culturele veranderingen in Igombe, een vissersgemeenschap in Tanzania tengevolge van de introductie van nijlbaars in het Victoriameer*. Scriptie, Katholieke Universiteit Nijmegen.

66 D. Hillenius (1976). *De vreemde eilandbewoner*. Arbeiderspers, Amsterdam.

118 D. Lack (1947). *Darwin's Finches*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.

5 P.R. Grant (1986). *Ecology and Evolution of Darwin's Finches*. Princeton Univ. Press, Princeton, N.J.

5 P.R. Grant (1986). *Ecology and Evolution of Darwin's Finches*. Princeton Univ. Press, Princeton, N.J.

119 H. Kruuk (1967). Competition for food between vultures in East Africa. *Ardea* 3-4:170-193.

120 E.O. Wilson (1992). *The Diversity of Life*. The Belknap Press, Cambridge, Mass.

121 P.R. Ehrlich (1986). *The Machinery of Nature*. Simon & Schuster, New York.

122 R.H. MacArthur (1972). *Geographical Ecology*. Harper and Row, New York.

123 T. Goldschmidt, F. Witte, J. de Visser (1990). Ecological segregation in zooplanktivorous haplochromine species (Pisces, Cichlidae) from Lake Victoria. *Oikos* 58:343-355.

124 F. Witte (1984). Ecological differentiation in Lake Victoria haplochromines: comparison of cichlid species flocks in African lakes. In: A.A. Echelle, I. Kornfield (eds.): *Evolution of Fish Species Flocks*. Univ. of Maine at Orono Press, Orono, Maine, p. 155-167.

125 H.J. van der Meer, G.Ch. Anker (1984). Retinal resolving power and sensitivity of the photopic system in seven haplochromine species (Cichlidae, Teleostei). *Neth.J.Zool.* 34:137-209.

126 T.W. Schoener (1989). The ecological niche. In: J.M. Cherrett (ed.): *Ecological Concepts*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, p. 79-113.

127 D.R. Strong, D. Simberloff, L.G. Abele, A.B. Thistle (1984). *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence*. Princeton Univ. Press, Princeton, N.J.
121 P.R. Ehrlich (1986). *The Machinery of Nature*. Simon & Schuster, New York.
127 D.R. Strong, D. Simberloff, L.G. Abele, A.B. Thistle (1984). *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence*. Princeton Univ. Press, Princeton, N.J.
128 P.L. Chesson, N. Huntly (1989). Short-term instabilities and long-term community dynamics. *Trends Ecol.Evol.* 4:293-298.

# 8 Het slagveld: uitsterven

## Emin Pashagolf, verzameltocht juli 1985

Het is al licht als ik wakker word. Voor ik opsta wil ik nog even blijven liggen in deze geïmproviseerde tent. Twee stoelen - de een aan het hoofdeinde, de ander bij mijn voeten - doen dienst als tentstokken. Over de rugleuningen van de stoelen hangt een muskietennet, dat met touwtjes is vastgebonden aan het dek van de pont. Ik ben stijf van de nacht op het vettige, ijzeren dek, maar neem me voor daarover niet te klagen. De zwervers hebben tenminste een rubbermat om op te liggen en een muskietennet. De Afrikanen hebben niets bij zich, hoogstens het gen dat bescherming tegen malaria geeft. Ze zijn aangewezen op hun incasseringsvermogen, dat welhaast grenzeloos is.

Het is bewolkt, de wolken bijna even wit als het muskietennet. Hoog in de lucht zeilt een wouw. Ik draai mijn hoofd om hem zo lang mogelijk te volgen. Hij is nog maar net uit beeld als er drie zwarte schimmen voorbijkomen. Zwijgend sluipen ze naar het lege achterdek en blijven daar staan. Een van hen houdt zijn gestrekte armen schuin naar beneden en gekruist voor zich. Een ander gaat rug aan rug staan met de eerste schim, valt op zijn knieën, zijn armen schuin omhoog alsof ze op het punt staan iets ronds en omvangrijks te omsluiten. De derde schim staat wijdbeens, zijn gedraaide tors iets achteroverhangend, de armen zijwaarts gespreid als een vogelverschrikker. Even blijven de schimmen zo staan, doodstil als een groep beelden. Dan volgt een gierend gelach en komen ze in beweging. Het zijn Mhoja, Elimo en Kabika. Dansend en hun tanden poetsend met een houten stokje beginnen ze de dag.

Wie nog sliep is nu wakker. Als ik mijn hoofd onder het muskietennet door naar buiten steek, houdt het dansen als bij toverslag op. We begroeten elkaar, schieten in de lach en dan dansen de Tanzanianen verder. Zou het de anderen op deze expeditie ook zo vergaan? De eerste gebeurtenissen van de morgen maken een diepe indruk. In de loop van de dag wordt de ontvankelijkheid minder en uiteindelijk val ik 's avonds afgestompt in slaap.

In het stuurhuis wordt een radio aangezet. De radio van Katololos, het oudste bemanningslid. Alleen hij bedient de knoppen. Klagerige muziek uit een Noordafrikaans land, afgewisseld met nieuws en politiek commentaar in het Swahili. In Libanon is een vliegtuig gekaapt.

Melle licht het anker door met de hand de ankerkabel op een lier te draaien. Het is zwaar werk. Humeurig spreekt hij het anker toe alsof het een kind is dat zich misdragen heeft. Waarom heeft het die nacht liggen krabben? Hij heeft nauwelijks kunnen slapen, bezorgd dat de pont zou gaan verkassen. Zodra het anker druipend binnenboord komt, stoomt de pont weg op zoek naar ontbijt. Ik sta op de voorplecht en kijk recht vooruit door een verrekijker. We varen langzaam een kleine baai binnen die begrensd wordt door een zoom papyrus. Half op het land getrokken ligt een verwaarloosde houten boot. Het stuurhuis is gemaakt van de cabine van een vrachtauto. Op het donkergroene portier staat in blokletters ‘Ibrahim transport’ en daarboven in zwierig hanschrift ‘*sina makosa*’, zonder fouten. Achter de boot is een strook gras waarop schonkige koeien grazen. Verder landinwaarts glooit het landschap. Op een heuvel, die geplooid is als een fronsend voorhoofd, staat een loods van golfplaat naast een witgepleisterd stenen huis. Nog hoger op het eiland is bos. Het landschap ziet er weelderig uit, ongeschonden. Dat dit nog bestaat. Suriname, zegt een van de zwervers die daar is opgegroeid. Het lukt me slecht te zien wat er is. Hoe langer ik kijk, hoe meer kleur het landschap verliest. Het uitzicht verandert in een vergeelde zwart-witfoto, een beeld uit een ver verleden. Vermoedelijk heeft het er langs de oevers van het meer op veel plaatsen zo weelderig uitgezien, voordat er op grote schaal bos werd gekapt om houtskool van te maken. Het bos is opgestookt onder de maïspap. In een schrikbarend tempo verdwenen de bomen, maar deze afgelegen eilanden zijn mis-

schien niet overbevolkt. Er is geen mens te zien.

De pont is midden in de baai aangekomen. Dichter bij de oever kunnen we niet komen. De motor ronkt enkele seconden op volle toeren en wordt dan afgezet. Twee kakelende go-awayvogels, die zo te horen commentaar hebben op het bemande gevaarte, staken hun tropische herrie. Er is geen wind. Even is het doodstil. Dan komt er een sliert mensen de loods uit alsof er een tube wordt leeggeknepen. Kinderen maken zich joelend uit de menigte los en hollen vooruit naar het strand. Bij de ingang van de loods, die dienst doet als kerk, is alleen een Afrikaanse geestelijke in toga achtergebleven. Met over elkaar geslagen armen kijkt hij naar zijn deserterende kudde en het onaangekondigde theater. Komen daar de voorouders aangedreven? Als die weer beginnen aan te spoelen, zie dan de mensen maar eens in de kerk te houden.

Nooit eerder was de pont zo ver van huis. Gewoonlijk vaart hij heen en weer over de Mwanzagolf, dag in dag uit. Voor deze expeditie naar de Emin Pashagolf en omgeving werd de pont gehuurd van de Duitse goudzoeker die niet meer zoeken mag, en ingericht als laboratorium. De aan het stuurhuis grenzende helft werd overdekt met tentzeil als zonwering. Er staan stoelen en lange houten tafels, waarop met snelbinders microscopen zijn vastgebonden. Er liggen meetplankjes, schrijfgerei en anatomisch gereedschap zoals schaartjes, scalpels, keelkijkers en pincetten. Er zijn grote ijzeren bakken om vissen in te sorteren en er staan tientallen afsluitbare plastic emmers om dode vissen in op te slaan. In een hoek staan vaten formaline en diesel naast persoonlijke bagage.

Vanaf het strand peddelt een man in smokingvest en gerafelde korte broek naar ons toe. Op zijn kano zijn nog vaag geometrische schilderingen zichtbaar. Met gele, blauwe en rode industrieverf opgebracht in betere tijden. De man begroet ons uitgebreid en vraagt of de treiler die gisteren gesignaleerd werd, ook bij ons hoort. De bemanning beaamt het. Dat is de *Sangara*. Met deze treiler worden de furu gevangen die vervolgens op de pont worden bekeken. De man in de kano neemt bestellingen op, peddelt weer naar de wal en keert even later terug met het ontbijt. Ik dek de tafel. Sardientjes op olie, gekookte bananen, brood en koffie. Als een zeventiende-eeuws stilleven, maar dan in de felle zon. Hier deint een ‘ontbijtje’ op de Emin Pashagolf.

Op tafel ligt de recentste kaart van het Victoriameer. Uitgegeven door een zekere Captain Whitehouse in 1903. Besproken wordt welke route we zullen varen en waar de komende dagen monsters zullen worden genomen. Op veel plaatsen bevinden zich rotsen vlak onder water. Gevaarlijke routes zijn met stippellijnen aangegeven, veilige met ononderbroken lijnen. Ik ben bang dat de Tanzanianen argeloos de stippellijnen zullen volgen, en zie een film van ongelukken voor me. De meeste bemanningsleden kunnen niet zwemmen en de verzekering keert niet uit als we gestippelde routes volgen.

Zodra Katololos merkt dat de vooruitziende blik de Europeanen parten speelt, begint hij hardop te mopperen: ‘Deze routes zijn in orde. *Hamna wasi wasi*, no problem. Zwervers zijn zwartkijkers. Altijd gemeier over gevaren. Geen wonder dat er bij jullie zo weinig gelachen wordt.’

Katololos loopt met een woedend gezicht op en neer voor onze ontbijttafel.

‘Zelfs van kinderen houden ze niet,’ zegt hij tegen een bemanningslid. ‘Twee nemen ze er, of een. Zelfs dat is sommigen nog te veel. Kinderloos sterven, maar wel een dik pak verzekeringen in de kast. Alsof niet alles in Gods hand ligt.’

Katololos schudt zijn hoofd.

‘En ga me niet vertellen dat het niet waar is. Ik ben tot *master fisherman* opgeleid in IJmuiden. Ik at jullie haring rauw.’

Katololos legt zijn hoofd in zijn nek, opent zijn mond en houdt er tussen duim en wijsvinger een denkbeeldige haring aan zijn staart boven. Mij schieten twee teksten te binnen die op huismuren geklad waren in de Amsterdamse binnenstad. De ene luidde: ‘De mensen sterven en zijn niet gelukkig.’ De andere, tien minuten fietsen van de eerste verwijderd, was het volgende advies: ‘Leven kereltje.’ Katololos had ze beide geschreven kunnen hebben.

Er is nog tijd om met Katololos te onderhandelen, want voorlopig kunnen we niet verder. Het ijs is op. IJs is onmisbaar, want op ijs sterven de furu rustig en snel met behoud van vorm en kleur. Een op ijs gestorven furu is geschikt om op te nemen in een museumcollectie. Het ijs is razendsnel verdwenen en nu moet er een nieuwe voorraad komen. Maar binnen een straal van enkele honderden kilometers is hier geen ijsmachine te vinden. De Sangara

vaart al dagen kriskras door de Emin Pashagolf op zoek naar een werkende radioverbinding met Mwanza: ‘Wie brengt ons ijs, een kubieke meter ijs?’ Geen antwoord. Alleen een oorverdovend geruis.

Vlak bij de pont grijpt een visarend met zijn klauwen een nijlbaars die door de bemanning overboord werd gegooid. Zijlings gebogen dreef hij met opengesperde bek aan het wateroppervlak. Zijn zwemblaas was door het drukverschil tussen meerbodem en buitenlucht uit zijn bek geklapt. Een dode die een ballon opblaast. De arend probeert met de baars weg te vliegen, maar dat lukt niet direct. Meters sleurt hij de zware prooi mee, intussen nauwelijks hoogte winnend. Uiteindelijk maakt de vogel snelheid en slaagt erin weg te vliegen naar zijn reusachtige nest. Deze nijlbaars werd met de Sangara elders gevangen, in dieper water. Voor de visarend was het misschien de eerste nijlbaars die hij ooit zag.

In de Emin Pashagolf komt nog weinig nijlbaars (een soort van het geslacht Lates) voor, en zeker niet in ondiepe baaien als deze. Maar het moment waarop deze geïntroduceerde roofvis ook dit gebied binnentrekt, kan niet ver weg zijn. Zoals de kringen rondom een steen die in het water wordt gegooid, zo lijkt de nijlbaars zich als een golf te verspreiden vanaf het Oegandese punt van introductie. Reusachtige roofvissen zijn het, die zich als gulzige stofzuigers een weg vreten door het meer. Diezelfde dag nog keert de Sangara terug naar de pont. IJs is in aantocht en zal binnen afzienbare tijd worden afgeleverd. De biologen aan boord hebben het gevoel koortsachtig door te moeten werken. Een breed front van miljoenen nijlbaarzen zit ons op de hielen en iedereen is zich ervan bewust dat dit de laatste kans is om een indruk te krijgen van de oorspronkelijke fauna.

Na de komst van het verlossende ijs verzamelen we enkele weken lang zoveel mogelijk gegevens over verspreidingspatronen en geografische variatie in vorm- en kleurkenmerken van bekende soorten. Ook nieuwe soorten komen aan de lopende band te voorschijn. Ze krijgen een voorlopige naam en worden bijgezet op sterk water. We voelen ons schrijvers van grafschriften: in deze pot rust Roodstaart Deukhoofd, in leven at hij met verve garnalen. Het is een deprimerende bezigheid. In de wetenschap dat de mees-

te van deze soorten toch ten dode zijn opgeschreven, vangen en doden we ernstig bedreigde dieren. Het argument om zo te handelen is dat we de dieren willen verheffen uit hun anonimiteit. We willen ze namen geven, tekeningen en foto's maken en zoveel mogelijk biologische kenmerken beschrijven. Ten koste van alles voorkomen dat het massale verdwijnen van deze soorten onopgemerkt plaatsvindt. Registreren wat er gebeurt en daar ruchtbaarheid aan geven is wel het minste dat we kunnen doen.

## Een man met een emmer

Ik heb de nijlbaars en zijn tomeloze vraatzucht al dikwijls genoemd. Ook zei ik eerder dat deze vis in het Victoriameer niet inheems is. Maar hoe en wanneer de nijlbaars in het Victoriameer terechtkwam, heb ik nog niet beschreven. Ik vroeg het een tijdlang aan iedereen die het zou kunnen weten. Een oude vrouw die al haar hele leven aan de oever van het meer woonde zei: '*Wazungu bwana*, zwervers, meneer,' waarna ze vervolgde: 'the white people put the baby monsters in the lake to help us.' Ze schoot in de lach, bukte zich voorover en zette een boodschappenmand, waar een boeket van beduusde kippen uitstak, op haar hoofd. Terwijl ze wegwaggelde zonder om te kijken, zei ze: 'Tot kijk, zwerver, en nog bedankt, hoor.'

In de jaren vijftig overwoog een aantal Britse koloniale beambten, die waren aangesteld om de visserij in Oeganda te verbeteren, een grote roofvis uit te zetten in het Victoriameer. De gedachte was dat deze vis zich zou kunnen voeden met de overwegend kleine, gratige furu, die bij de Oegandese bevolking niet erg in trek waren.[129] De nijlbaars, die oorspronkelijk in het Victoriameer niet voorkwam, werd als mogelijke kandidaat genoemd. Een kolossale vis en geschikt om te eten. Geoffrey Fryer, ecoloog en kenner van de Oostafrikaanse meren, was een fel tegenstander van het plan om nijlbaars uit te zetten. Hij publiceerde in 1960 een artikel waarin hij uitgebreid ingaat op de rampzalige gevolgen die een eventuele introductie zou kunnen hebben.[130] De kennis van de flora en fauna van het meer was uiterst gebrekkig. De meeste vissoorten hadden noch Afrikaanse, noch wetenschappelijke namen en ook de inventarisatie van plankton, insekten en andere onge-

wervelde dieren was lang niet volledig. Over de structuur van het voedselnetwerk was nauwelijks iets bekend. Het zou wel erg voorbarig zijn om in dat stadium al te gaan sleutelen aan het ecosysteem, zeker aan andermans ecosysteem. Manipulatie van een vrijwel onverstoord ecosysteem is nooit wenselijk, maar dat geldt des te sterker als er zo weinig over bekend is. Bovendien is van de verschillende vormen van manipulatie het uitzetten van uitheemse soorten, door zijn onherroepelijkheid, een van de riskantste. Hoe groot de risico's waren als de nijlbaars zou worden uitgezet, wist niemand. Voor de meeste biologen en natuurbeschermers reden genoeg om het idee te verwerpen, voor vistechnologen juist een reden om een gokje te wagen. Ondanks de waarschuwingen van Fryer werden in mei 1962 nijlbaarzen uit het Albertmeer uitgezet bij Entebbe in Oeganda. In 1963 werden ook in het Keniase Kisumu enkele nijlbaarzen uitgezet die afkomstig waren uit het Turkanameer.[131] Een van de argumenten om de baarzen los te laten in het meer was merkwaardig: ze zaten er toch al in. Er was een broedende populatie aangetroffen. Maar hoe waren die daar dan terechtgekomen? Ontsnapt uit kweekvijvers of had iemand ze er op eigen houtje in gekieperd? Telkens als ik eraan denk, ben ik weer verbijsterd dat voor de volledige ontwrichting van het grootste tropische meer ter wereld niet meer nodig was dan een man met een emmer.

In *The Shamba Raiders, Memories of a Game Warden* uit 1972 van Bruce Kinloch staat de volgende passage over het uitzetten van de nijlbaars in het Oegandese Kyogameer, dat niet ver van het Victoriameer verwijderd is:

> *In September and October 1955, J.S. caught several hundred small Nile perch in a seine-net in Butiaba Bay on Lake Albert and successfully transported them across Uganda (...) to release them in the upper Nile below Owen Falls Dam and (...) Lake Kyoga, which is little more than a shallow valley drowned by the Nile. Further similar stockings were carried out in 1956 and 1957, in which D.R., A.A. and H.S. of the Fisheries Division of the Game and Fisheries Department also took part [geanonimiseerd door mij - T.G.]. The results of these opera-*

*tions were, to say the least of it, spectacular! (...) in fourteen years, largely as a result of stocking with Nile perch, the commercial fish production from Lake Kyoga rose from 4,500 tons to nearly 49,000 tons - an increase of over 1,000%! And of this prodigious total the Nile perch now comprise more than 56% of the overall catch - a case of what the Americans call 'trash' fish (the smaller and less palatable fish which form the bulk of the Nile perch's food) into a ready catchable and marketable product*.[132]

Deze passage over de introductie van de nijlbaars in het kleine Kyogameer[133][134][135] illustreert hoe velen in die tijd over introducties dachten. Het enthousiasme over de sterk verhoogde visproduktie in een arm land als Oeganda is goed te begrijpen. Maar de overweging dat deze hoge produktie wel eens van korte duur zou kunnen zijn, speelde in deze kringen kennelijk nog geen grote rol.

In juli 1986 werd er in de brievenrubriek van de Keniase krant *The Standard* een brief gepubliceerd die ondertekend was door J. Ofula Amaras. Amaras, een voormalige *fisheries officer* in Kenia, vermeldt daarin eigenhandig nijlbaarzen in het Victoriameer te hebben geïntroduceerd:

*I have been following with keen interest the argument raised by experts about the existence of Nile perch in Lake Victoria. What I have observed is that most of the experts do not know the year the Nile perch were stocked in Lake Victoria and where they were transferred from or the purpose why perch were stocked in Lake Victoria.*
*(...) Nile perch were stocked by me from the then Lake Albert (Uganda) in August 1954 after getting clearance from former Senior Fisheries Officer of Uganda Government by the name Mr A.A. [geanonimiseerd door mij - T.G.].*
*Therefore it should be in record that the perch were stocked in Lake Victoria in 1954 not in 1960's*.

Amaras geeft als verantwoording van zijn handelen:

> *As to whether the Nile perch is causing hazards to other species of fish in Lake Victoria is for experts to prove. What I can prove to them is that Nile perch has never caused any hazards to other species in the Lakes, Albert in Uganda and Turkana*.

Dat de inheemse vissen in het Albert- en Turkanameer in staat zijn samen te leven met de nijlbaars, betekent niet dat voor het Victoriameer hetzelfde zou gelden. De vissen die nu nog in de twee eerstgenoemde meren voorkomen, beschikken ofwel over aanpassingen die hen in staat stellen het hoofd te bieden aan predatie door de nijlbaars, ofwel ze komen voor op plaatsen waar de nijlbaars bij voorkeur niet komt. Soorten uit hetzelfde leefgebied als de nijlbaars hebben de tijd gehad, in evolutionaire zin, een antwoord te vinden op de aanwezigheid van deze roofvissen. Die tijd is de meeste furusoorten in het Victoriameer niet gegund geweest. Maar alvorens de teloorgang van een groot aantal van deze soorten te beschrijven, wil ik het Victoriameer even laten rusten.

## Het tijdschrift *Extinction*

Het uitsterven van soorten is niets bijzonders. Naar schatting is meer dan 99 procent van alle soorten die ooit op aarde leefden, uitgestorven sinds ongeveer 3,5 miljard jaar geleden het leven ontstond. Op zoek naar theorieën over uitsterven verbaasde het me dat er in vergelijking met andere evolutiebiologische onderwerpen zo weinig over te vinden is. Er zijn bibliotheken vol over het ontstaan van soorten, maar als er een plank gevuld kan worden met verhandelingen over uitsterven, is het veel. Tevergeefs zocht ik naar het tijdschrift *Extinction*: het bestaat niet. Zouden biologen dit deprimerende onderwerp soms verdringen? Er is in elk geval iets merkwaardigs aan de hand, want als bijna honderd procent van de soorten die ooit hebben bestaan weer verdwenen is, dan is uitsterven een normaal verschijnsel. Niet veel zeldzamer dan het ontstaan van soorten.[120] Raup, een paleontoloog van de universiteit van Chicago, vergeleek de verwaarlozing van het onderwerp ‘uitsterven’ met een demograaf die populatiegroei bestudeert en daarbij intensief aandacht schenkt aan geboorten, maar sterfgevallen negeert.[136]

Van oudsher waren het paleontologen die zich met het uitsterven van planten en dieren bezighielden, maar zij hadden weinig aandacht voor de oorzaken van het verdwijnen. Dat is wel begrijpelijk want de oorzaken van het uitsterven van soorten, geslachten, families en nog hogere taxonomische groeperingen uit het geologische verleden kunnen zelden met zekerheid worden vastgesteld. Zelfs niet als er goede fossielen in grote aantallen zijn. Er kan worden gedocumenteerd in welk geologisch tijdperk bepaalde fossielen in afzettingen verschijnen en wanneer ze weer verdwijnen. De aantallen waarin de soort voorkomt kunnen worden bepaald en vervolgens kan gezocht worden naar samenhang met veranderingen in de omgeving. Een hypothese over de achtergronden van het verdwijnen van een soort wint terrein als verschillende correlaties in dezelfde richting wijzen, maar een experimenteel bewijs dat er sprake is van een oorzakelijk verband en niet van een toevallige samenloop van omstandigheden kan niet worden geleverd.

In tegenstelling tot de meeste paleontologen hebben ecologen altijd al belangstelling gehad voor de mechanismen die de dynamiek van populaties bepalen, maar ze richten zich vooral op hedendaagse organismen. Hoe slagen de nu levende soorten erin zich te handhaven in een ecosysteem? Dat is de kernvraag waar het om draait. Tegenwoordig is het antwoord steeds vaker: slecht. Soorten verdwijnen in een schrikbarend hoog tempo.[137] Soms sterft een soort een taxonomische dood met achterlating van afstammelingen. Een vorm van pseudo-uitsterven die ik hier niet bedoel. De soort evolueert en op een zeker moment is de verandering van kenmerken zo ver voortgeschreden dat taxonomen de knoop doorhakken en de gewijzigde vorm de status toekennen van een nieuwe soort. Nee, tegenwoordig sterven steeds meer soorten werkelijk uit, dat wil zeggen zonder afstammelingen na te laten, als een doodlopende tak.

Biologen laten zich niet gemakkelijk verleiden tot de uitspraak dat een soort uitgestorven is. Het is zelden zeker dat het laatste potentiële paartje verdwenen is. En er bestaat ook altijd hoop dat ergens tussen of achter, onopgemerkt, nog enkele dieren volop aan de gang zijn.[120]

Het sterven van alle individuen van een soort is definitief, maar

ook het verdwijnen van soorten in een groot deel van hun verspreidingsgebied kan een groot verlies betekenen. Wanneer hele populaties worden weggevaagd, verdwijnt daarmee een belangrijk deel van de genetische variatie en juist daarop berust evolutionaire veerkracht. Gebrek aan genetische variatie maakt soorten kwetsbaar en vergroot de kans op uitsterven doordat er geen individuen zijn met de aangewezen genetische uitrusting om te overleven bij gewijzigde omstandigheden. Natuurbeschermers worstelen met de vraag hoeveel individuen ten minste beschermd moeten worden om het voortbestaan van een soort veilig te stellen. Dieren moeten een partner kunnen vinden, de genetische variatie moet groot genoeg zijn om te kunnen reageren op langzame veranderingen in de omgeving, onvoorspelbare tegenslag moet kunnen worden opgevangen, enzovoort. In de bekendste versie van de legende van de ark van Noach ging er van elke soort een enkel paartje mee op de boot. Dat is meestal een te smalle basis voor een levensvatbare populatie. Maar uit de bestudering van de oorspronkelijke bijbelteksten bleek dat er van elke diersoort zeven paartjes meegingen. Zeven paartjes van een soort kunnen, volgens Foose, die specialist is op dit gebied, een aanzienlijk deel van de genetische variatie in een populatie herbergen. Tenminste, als de dieren geen verwanten van elkaar zijn.[138] Met het oog op dit probleem voor natuurbeschermers introduceerden MacArthur en Wilson het begrip ‘minimale levensvatbare populatie’. Een populatie met een groter aantal individuen dan deze kritieke waarde loopt geen direct gevaar uit te sterven. Afhankelijk van de voortplantingscapaciteit van de dieren zal de ‘minimale levensvatbare populatie’ enkele tientallen tot honderden individuen bedragen.

Van een andere orde dan het uitsterven van een soort, is het verdwijnen van een heel geslacht, een hele familie of orde. En soms verdwijnen er meerdere families, orden of nog hogere taxonomische groeperingen in relatief korte tijd en masse.

Hamvraag bij het onderzoek naar de oorzaken van uitsterven is of de slachtoffers al dan niet willekeurig vallen. Sterven diergroepen uit door pech of doordat ze in vergelijking met andere, in hetzelfde gebied levende dieren een inferieure genetische uitrusting hebben? Sinds lang herkende oorzaken van uitsterven zijn klimaatveranderingen, schommelingen in de zeespiegel, predatie,

epidemische ziekten en concurrentie met andere soorten. Raup merkte terecht op dat de samenstelling van deze lijst niet vrij is van antropocentrisme. Want dit zijn precies de factoren die de mens in zijn dagelijkse bestaan bedreigen en waarmee hij dus vertrouwd is. Tegenwoordig is er ook aandacht voor oorzaken van uitsterven die traditioneel minder alledaags waren, maar dat helaas geworden zijn: chemische verontreiniging van oceanen, veranderingen in de chemie van de lucht en kosmische straling.[136] Sterk in de belangstelling staat ook de invloed die meteorietinslagen op het uitsterven van organismen gehad zouden kunnen hebben.

Perioden of gebeurtenissen waarbij het grootste deel (meer dan de helft) van alle soorten op aarde verdwijnt, zijn uiterst zeldzaam. Naar schatting komen ze eens in de honderd miljoen jaar voor. Hierbij vergeleken is het uitsterven van een soort heel gewoon, want gemiddeld genomen bestaat een soort maar een miljoen jaar.

Paleontologen hebben maar vijf perioden in het fossiele archief gedocumenteerd waarin het grootste deel van de biologische diversiteit in relatief korte tijd verdween.[136] De best gedocumenteerde van deze perioden is de overgang van Krijt naar Tertiair, ongeveer 65 miljoen jaar geleden. Over dit massale uitsterven is veel gepubliceerd en daarom beperk ik me tot een samenvatting die illustreert hoe een paleontologisch onderzoek naar de oorzaken van uitsterven verloopt.[139] De benadering van paleontologen verschilt noodgedwongen sterk van de bestudering van actuele gevallen van uitsterven, zoals ons eigen werk aan furu.

Aan het einde van het Krijt liep de bloeiperiode van de reptielen ten einde, nadat langer dan honderd miljoen jaar vele vormen van dinosauriërs het landleven hadden gedomineerd. In de relatief korte periode van enkele honderdduizenden tot miljoenen jaren zouden deze dieren verdwenen zijn. De laatste jaren komen er steeds meer aanwijzingen dat het misschien veel sneller is gegaan. Op de grens van het Krijt en het Tertiair verdwenen niet alleen de dinosauriërs, maar ook allerlei diersoorten en plantaardig plankton uit zee. In een korte periode van tien tot honderd jaar stierf een groot aantal soorten uit. Het klinkt ongeloofwaardig dat een periode in een zo ver verleden met deze precisie kan worden afgebakend, maar er zijn steeds meer paleontologen die iets in de hypothese zien. In 1980 stelden Alvarez cum suis de hypothese dat in

de Krijt-Tertiairovergang de aarde getroffen werd door een meteoriet met een doorsnede van ongeveer tien kilometer. De hoeveelheid energie die bij een dergelijke inslag vrijkomt is gigantisch. Na de inslag zou de aarde enkele jaren gehuld zijn geweest in een wolk van stof, waar zonlicht niet meer doorheen kon dringen, zodat de fotosynthese van land- en waterplanten werd stopgezet. Het eerst gingen de vegetariërs te gronde, op de voet gevolgd door vleeseters, die in de vegetariërs hun voornaamste voedselbron waren kwijtgeraakt.

Ter ondersteuning van de hypothese werd aangevoerd dat op de grens van het Krijt en het Tertiair wereldwijd een iridiumlaagje werd afgezet. Iridium is een metaal dat in de aardkorst zeldzaam is, maar veel voorkomt in meteorieten. Critici van de inslaghypothese wezen erop dat het iridium ook uit de mantel van de aarde afkomstig zou kunnen zijn. Op grond van de tot dusver aangevoerde argumenten was het niet mogelijk een eenduidige oorzaak - aards of buitenaards - aan te wijzen. Maar hierbij bleef het niet. De voorstanders van de inslaghypothese voorspelden het bestaan van een gigantische inslagkrater en die is onlangs gevonden. Hij bevindt zich op het schiereiland Yucatán in Mexico, heeft een doorsnede van 210 kilometer en is ongeveer van de juiste ouderdom. Dat er een grote meteoriet is ingeslagen is nu dus bevestigd. Toch kan niet worden uitgesloten - zelfs wanneer die inslag op het ‘juiste’ tijdstip plaatsvond - dat niet ook andere factoren een rol speelden bij het massale uitsterven van al die verschillende groepen organismen, want juist de Krijt-Tertiairovergang staat bekend als een periode waarin ingrijpende verschuivingen en verzakkingen in de aardkorst plaatsvonden.

Vanaf 1984 verscheen een serie artikelen van Raup en Sepkoski, die veel opschudding veroorzaakte.[140],[141] Ze analyseerden een grote hoeveelheid literatuurgegevens over fossiele mariene organismen. De laatste vermelding van een taxonomische familie in het fossiele archief werd genomen als het tijdstip van uitsterven. Het verdwijnen van families van deze organismen bleek niet op willekeurige tijdstippen te vallen, maar een cyclus te vertonen. Raup en Sepkoski wezen twaalf perioden aan in de afgelopen 250 miljoen jaar, waarin opvallend veel families uitstierven. Negen van deze twaalf perioden vonden plaats met tussenpozen van 26 miljoen

jaar. Naast de hypothese over het inslaan van een meteoriet, waarbij het iridium zou zijn afgezet, was er nu een hypothese over de periodiciteit van het uitsterven van mariene organismen. Eens in de 26 miljoen jaar zou er een meteoriet of een regen van meteorieten zijn ingeslagen op aarde. Dit idee heeft iets aantrekkelijks. Levensgemeenschappen zitten zo ingewikkeld in elkaar dat ecologen er soms aan twijfelen of er ooit iets van te begrijpen zal zijn. Een reusachtige klap op gezette tijden zou enig houvast geven, want als de evolutie elke 26 miljoen jaar radicaal onderbroken wordt door de inslag van meteorieten, dan zijn ecologische mechanismen voor de verklaring van evolutiepatronen van ondergeschikt belang. Verschillende onderzoekers hebben zich direct op de periodiciteitshypothese geworpen. Er kwam kritiek op de statistische analyses, op de effecten van de tijdschaal die was gekozen om periodiciteit op het spoor te komen, en er werden alternatieve hypothesen gelanceerd, die de vorming van een iridiumlaagje konden verklaren zonder buitenaardse inmenging.[142] Elk onderzoek naar het bestaan van cycli in het ontstaan en uitsterven van organismen is gedoemd te mislukken als de taxonomische eenheden onjuist zijn. En juist op dat punt vertoont het werk van Raup en Sepkoski gebreken. Als gevolg daarvan staat de periodiciteitshypothese zwak.

Paleontologisch onderzoek naar het uitsterven van dieren heeft onvermijdelijk een speculatieve kant. Dit bezwaar kan grotendeels worden ondervangen door de dynamiek te bestuderen van nog bestaande, maar met uitsterven bedreigde soorten. Helaas heeft deze benadering weer andere nadelen, want de meeste soorten die nu bezig zijn te verdwijnen, worden in hun bestaan bedreigd door de mens. Maar wie garandeert dat de oorzaken van antropogene extincties dezelfde zijn als de oorzaken van rampen in perioden voordat er mensen bestonden?

## Kwetsbare furu

Tussen 1977 en 1983 vingen de Leidse biologen af en toe een grote nijlbaars in de Mwanzagolf, maar hierin zag geen van ons iets alarmerends. Het artikel van Fryer uit 1960 was allang vergeten en we vernamen slechts bij gerucht dat het aantal furu in de Keniase Wi-

namgolf sterk terugliep.

Ik geloof niet dat ik er toen ooit aan heb gedacht dat de nijlbaars een bedreiging vormde voor de furuzwerm, al verscheen hij 's avonds steeds vaker op tafel. Totdat het mij in april 1985 begon te dagen. Mhoja, Elimo en ik dobberden in het houten bootje midden op station G in de Mwanzagolf. De doorgeknaagde boot een zeef. Elimo bleef maar hozen. Mhoja stopte de gaten in de bodem met katoen. Maar hun inspanningen hielpen onvoldoende. Langzaam, heel langzaam zonken we. En wat deed de veldbioloog? Hij stak zijn neus in een stinkende emmer. Een ongebruikelijk kleine vangst. Een afwijkende soortsamenstelling. Er ontbraken soorten die eerder nooit hadden ontbroken, in al die jaren niet. Wel zaten er visjes bij uit dieper water die hij hier nooit in deze aantallen had aangetroffen. Een gevoel van verbijstering, van desoriëntatie. Een vaag vermoeden dat de nijlbaars hier achter zou kunnen zitten. Het beeld van een leger nijlbaarzen dat een slachting aanricht onder de inheemse fauna.

Drammerig geconcentreerd op de vraag hoe furusoorten ontstáán en samenleven duurde het achteraf beschouwd verbazend lang tot ik besefte dat er soorten verdwénen. En toen ik het eindelijk in de gaten had, vond ik dat weliswaar triest maar merkwaardig genoeg niet interessant. Ik maakte soortvormingsmodellen en zocht op microschaal naar aanwijzingen voor het effect van natuurlijke en seksuele selectie. Ik wilde erachter komen hoe de structuur in deze soortenzwerm was ontstaan. Ik zocht naar aanwijzingen voor het bestaan van concurrentie om ruimte of voedsel. Maar dat er soorten verdwenen, daar hield ik me niet mee bezig. Pas toen ik mijn visjes alleen nog in nijlbaarsmagen kon vinden, besloot ik dat het moment was aangebroken om deze roofvis in mijn onderzoeksprogramma op te nemen. De magen van nijlbaarzen zaten boordevol furu die, vaak nog intact en verbaasd kijkend, bezig waren te verzuren. Biologen waren er tot voor kort niet op voorbereid dat ze zelf getuige zouden kunnen worden van het uitsterven van soorten. Maar dat is razendsnel veranderd. Tegenwoordig spreken jonge onderzoekers op congressen over vergiftiging, vervuiling en het op grote schaal uitsterven van soorten, zonder een spoor van emotie. Alsof het nooit anders geweest is. Uitsterven is alledaags geworden en vernietiging van ecosyste-

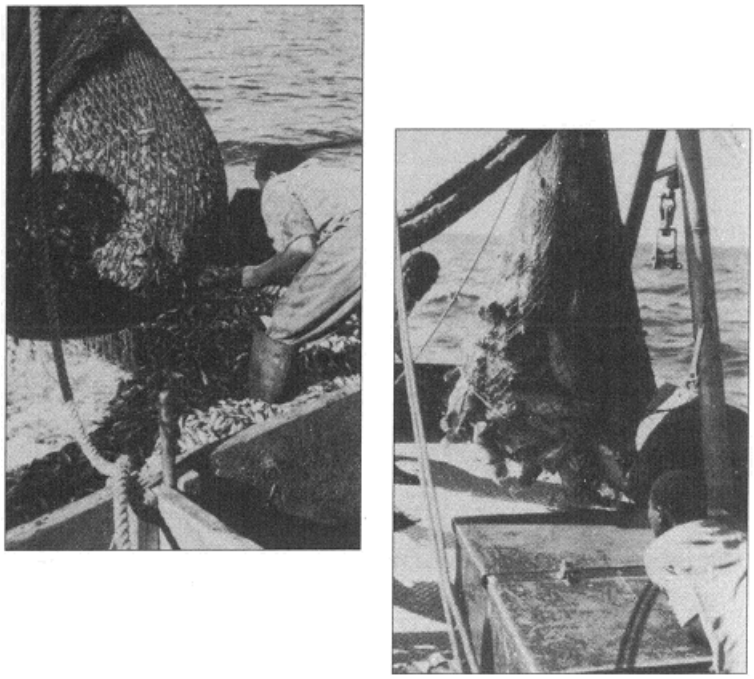
men de norm. Het lekenpubliek werd doodgegooid met ecologische rampen en dat had tot gevolg dat het verdwijnen van het leven op aarde, na enkele jaren in de belangstelling te hebben gestaan, al lang weer uit de mode is.

Gesteld dat furu alleen uit een rijk fossiel archief bekend zouden zijn, dan zouden er van de ruim driehonderd soorten hoogstens vijftig vormen - die elk waarschijnlijk een mengsel van soorten zijn - op grond van fossiliserende delen kunnen worden onderscheiden. Want juist de belangrijkste kenmerken voor het onderscheiden van soorten - de kleuren van seksueel actieve mannetjes - fossiliseren niet. Hoe gunstig uit dit oogpunt beschouwd mijn positie ten opzichte van die van paleontologen was, drong pas later door. Voorlopig wilde ik niet eens aanvaarden dát er soorten in een steeds sneller tempo verdwenen, laat staan dat ik er verheugd over was de dynamiek van het uitsterven op de voet te kunnen volgen. De gedwongen metamorfose van ecoloog naar paleontoloog van de jongste fossielen ter wereld verliep stroef. Intussen at de nijlbaars verder en produceerde onwaarschijnlijke hoeveelheden nageslacht.

In de Keniase Winamgolf was al in 1978-1979 een explosieve toename van nijlbaars waargenomen.[143] (Deze gegevens werden pas jaren later, in 1983, gepubliceerd.) Tegelijkertijd waren de furu uit de vangsten verdwenen. In de Mwanzagolf werden de eerste grote nijlbaarsvangsten pas enkele jaren later gedaan, in de laatste maanden van 1983. Ook hier ging het aantal furu snel achteruit. Zoals ik al zei kwamen er in die tijd nog nauwelijks nijlbaarzen voor in het westelijke deel van het meer. Maar minder dan drie jaar later was het beeld volledig veranderd. Nu bestond een vangst, die vroeger werd gedomineerd door furu, uit enkele van deze visjes die werden verpletterd onder een berg nijlbaarzen.

In vele wetenschappelijke tijdschriften en ook in dag- en weekbladen verschenen vaak tegenstrijdige berichten over de invloed van de nijlbaars. Sommige biologen meenden dat de nijlbaars maar voor een klein deel verantwoordelijk kon worden gesteld voor het verdwijnen van de furu. Een belangrijker oorzaak zou de hoge visserijdruk zijn geweest.

Inderdaad ging het aantal furu in de Mwanzagolf ook al vóór de komst van de nijlbaars achteruit door toedoen van de visserij en

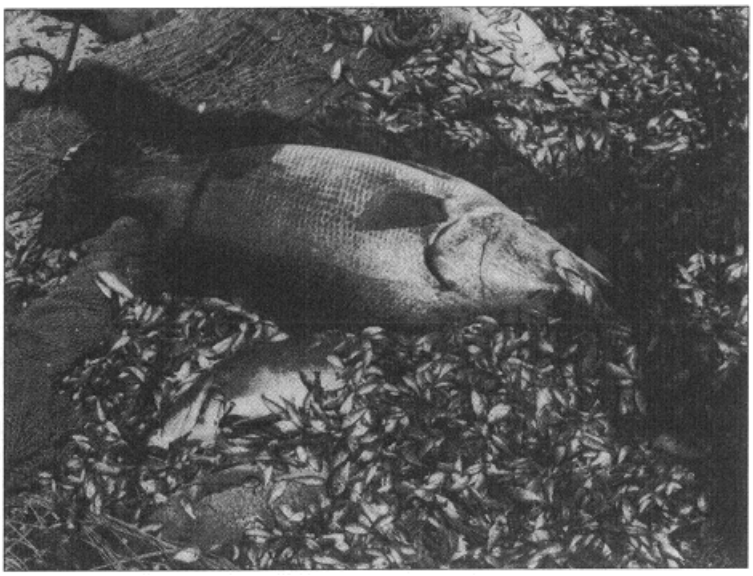


*Vangsten door treilers in de Mwanzagolf. Voor de explosieve toename (links) van de nijlbaars en na opkomst nijlbaars (rechts).*

misschien heeft dat het effect van de nijlbaars versneld. Maar van geen enkele plaats in het meer is bekend dat furugemeenschappen verdwenen door overbevissing alleen. Dunbevolkte gebieden, die vergeven zijn van de tseetsee-vliegen, boden een toetsingsmogelijkheid, want daar werd nauwelijks gevist. Maar ook op deze plaatsen verdwenen de furu in hoog tempo zodra de nijlbaars was gearriveerd.

Er waren ook leken en zelfs biologen die volhielden dat er niets aan de hand was. Het zou nog altijd mogelijk zijn volop furu te vangen. Maar in geen van deze artikelen werden gegevens vermeld over het aantal soorten dat vóór de opkomst van de nijlbaars aanwezig was, laat staan dat er werd aangetoond dat de aantallen individuen niet waren teruggelopen.

Alleen van de Mwanzagolf en directe omgeving waren details bekend. Vanaf 1979 tot 1990 bemonsterde onze groep een serie sta-



*Vangst tijdens overgangsfase van het furu- naar het nijlbaarstijdperk*

tions dwars over de Mwanzagolf. Hier en bij de rotseilanden daar vlak in de buurt werden in totaal 123 soorten gevonden, grotendeels onbeschreven. In het Nationaal Natuurhistorisch Museum te Leiden staan kelders vol furu uit het Victoriameer te wachten op toegewijde biologen zonder ambitie die bereid zijn hun leven te besteden aan de nauwkeurige beschrijving van dieren die al lang niet meer bestaan. Want het beeld dat ontstond nadat alle gegevens waren uitgewerkt kan met één woord worden weergegeven: een slagveld. Het aantal soorten was sinds we het systeem begonnen te volgen, alleen maar afgenomen en hetzelfde geldt voor de aantallen individuen van nog niet volledig uitgeroeide soorten.

Een groot aantal van de furusoorten uit het Victoriameer was uiterst kwetsbaar. Ze waren in hun verspreiding niet alleen beperkt tot dit meer, maar bovendien tot een klein deel daarvan. Sommige soorten kwamen alleen voor in een enkele baai van de Mwanzagolf. Dieren met een zo sterk beperkte verspreiding maken a priori een grotere kans om uit te sterven dan wijdverspreide soorten.

Raup, die de vraag stelde in hoeverre selectiviteit een belangrij-

ke rol speelt bij het uitsterven van soorten, onderscheidt in grote lijnen drie modellen:[136]

1. Het uitsterven van soorten is willekeurig: dat wil zeggen dat 'fitness'-verschillen tussen de individuen van verschillende soorten geen rol spelen. Raup gebruikte het volgende beeld: alle individuen komen voor in een veld waar kogels in willekeurige richting rondvliegen. Het uitsterven of overleven van een soort is een kwestie van geluk.
2. Uitsterven is het resultaat van 'eerlijk spel'. Soorten sterven selectief uit in darwiniaanse zin. Individuen van sommige soorten zijn beter aangepast dan individuen van andere soorten. Deze laatste verdwijnen.
3. Uitsterven vindt ongecontroleerd plaats, maar desondanks selectief. Deze selectiviteit is echter niet het gevolg van een relatief lage 'fitness' van de individuen van uitgestorven diergroepen. Overlevende soorten zijn niet beter aangepast dan verdwijnende soorten. Raup gebruikte ter illustratie het volgende voorbeeld: insekten zijn veel beter dan zoogdieren bestand tegen een hoge dosis radioactieve straling, zoals die tijdens een kernoorlog zou kunnen vrijkomen. Tengevolge van een kernoorlog zouden in vergelijking met insekten veel zoogdiersoorten uitsterven. Een voorbeeld van selectief uitsterven. Maar de betere overlevingskansen van insekten zijn niet het gevolg van natuurlijke selectie ten gunste van dieren die bestand zijn tegen straling. Hun immuniteit is dus geen aanpassing, maar een evolutionair bijprodukt.

Ik zal een poging doen het uitsterven van furusoorten te interpreteren aan de hand van de leidraad die Raup geeft. Maar eerst de feiten.[144] Opvallend was dat in het open water de viseters het eerst verdwenen. Pas daarna verdwenen andere groepen, zoals de slakkeneters, insekteneters en modderhappers. Als laatste bleven de zoöplanktoneters over, al werden ook zij zwaar getroffen. In 1987-1988 werden op station G, de meest bemonsterde plek, nog drie furu gevangen, alle drie zoöplanktoneters. Vóór de komst van de nijlbaars zouden deze vangsten ten minste negenduizend van deze dieren hebben opgeleverd. In het open water verdwenen op drie na alle soorten (93 procent). Op ondiepere plaatsen bleven meer

soorten voorkomen (30 procent), al liepen hun aantallen sterk terug. Vooral slakkeneters, insekteneters en epifytische algengrazers in de oeverzone bleven gespaard. Langs stukken rotskust en bij rotseilanden in de omgeving van het monstergebied kwamen oorspronkelijk ten minste eenendertig soorten voor. Elf ervan waren strikt aan de rotsen gebonden. Voor acht soorten waren de rotsen een belangrijke maar niet de enige habitat. Ten slotte waren er een aantal soorten die zo nu en dan de rotshabitat aandeden.

Van deze gelegenheidspassanten werd in 1990 geen enkele soort meer aangetroffen. Ook de helft van de soorten die regelmatig bij de rotsen vertoefden was verdwenen. Ten slotte verdween zelfs een aantal strikt aan de rotsen gebonden soorten. In totaal verdwenen op het monstergebied en in de naburige rotshabitats meer dan 80 van de 123 soorten (ongeveer 70 procent).

## Een interpretatie

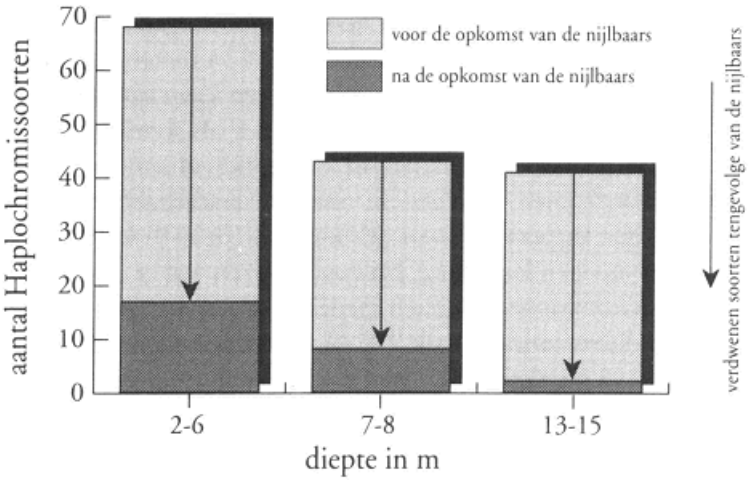
Zijn de soorten die in het monstergebied verdwenen ook werkelijk uitgestorven? Het monstergebied is maar een klein stukje van de Mwanzagolf en dit water beslaat maar een klein deel van het meer. Maar helaas werd het beeld bevestigd op elk van de vele plaatsen in de Mwanzagolf waar steekproeven werden genomen. En bovendien versterkten steekproeven buiten de golf ons idee dat extrapolatie van de gegevens geoorloofd is. Dat zou betekenen dat ongeveer tweehonderd van de meer dan driehonderd soorten met uitsterven worden bedreigd of al zijn verdwenen. Op deze schaal en binnen een zo kort tijdsbestek heeft het massale uitsterven van gewervelde dieren zich in historische tijden niet eerder voorgedaan.

Was het overleven respectievelijk verdwijnen van furusoorten selectief of willekeurig? En als er sprake was van selectief overleven, waren die soorten dan beter aangepast aan de confrontatie met de nijlbaars?

Al zaten we er nog zo dicht op en kunnen we over veel gedetailleerdere gegevens beschikken dan paleontologen, desondanks blijft interpretatie soms lastig. Zeker is dat de metafoor van een veld waar kogels willekeurig rondvliegen niet opgaat. De nijlbaarzen zijn niet willekeurig over het meer verdeeld. Ze vertoeven

vooral in de onderste lagen van het open water. In de oeverzone en bij rotsen komen ze veel minder vaak voor. Dit verklaart waarom in de oeverzone en bij de rotsen minder soorten verdwenen. Hetzelfde geldt voor soorten uit open water. Daar waren de enige overlevenden zoöplanktoneters. Het woongebied van deze pelagische soorten overlapt maar voor een deel met dat van de nijlbaarzen. Opvallend is dat slakken- en insektenetende soorten die in de oeverzone of bij de rotsen voorkomen en hun habitat levenslang niet verlaten, overleefden. Maar alle soorten die op enig moment van hun levenscyclus de oeverzone verruilden voor het open water, werden weggevaagd.

Dat de overlevende soorten voorkwamen in de oeverzone, gebonden aan de rotsen of in hogere waterlagen heeft niets met de nijlbaars te maken. Dat was al zo voordat de eerste nijlbaars de Mwanzagolf binnenzwom. Met andere woorden, de sterke selectiedruk die de nijlbaars vertegenwoordigt, kan niet verantwoordelijk worden gesteld voor de huidige ruimtelijke verdeling van de overlevende soorten. Deze soorten overleefden de nijlbaars niet doordat ze het er na confrontatie met deze roofvis, beter afbrachten (het eerlijk-spelmodel), maar door factoren die los staan van de nijlbaars en die ooit bepalend waren voor hun huidige habitat-




*Afname van het aantal furusoorten in de Mwanzagolf*

bezetting. Het derde van de bovengenoemde modellen - ongecontroleerd maar wel selectief uitsterven - is voor de furu het waarschijnlijkste.

Binnen enkele jaren verdwenen de soorten uit het open water, dat wil zeggen in hooguit enkele furugeneraties. Die tijd is - gesteld al dat de evolutionaire potentie daartoe aanwezig was - voor veel soorten te kort geweest om een strategie te ontwikkelen die ze in staat stelt met nijlbaarzen samen te leven. Het ontwikkelen van afweer- of ontsnappingsmechanismen, of het omschakelen op een andere voortplantingsstrategie door middel van een evolutionaire respons is niet de enige manier om op een confrontatie met roofvijanden te reageren. Soms levert de natuurlijke selectie dieren af met een plastisch uiterlijk, dat naargelang de omstandigheden kan worden veranderd. Bij de vlinders van het geslacht Bicyclus verandert het uiterlijk van opeenvolgende generaties die in de regentijd danwel in het droge seizoen uitvliegen. Afschrikwekkende oogvlekken in het natte seizoen, maar een gecamoufleerd uiterlijk in de droge tijd. Een zelfde genetische uitrusting, die afhankelijk van de temperatuur waaraan het dier tijdens zijn vroege ontwikkeling wordt blootgesteld, twee volledig verschillende verschijningsvormen aflevert.

Maar soms kan bínnen het leven van een individu een adequaat antwoord worden gevonden op de komst van een roofdier. Een verandering in lichaamsvorm die bescherming bood tegen snoek, werd gevonden bij karpers (Carassius carassius).[145] In meren met snoek (Esox lucius) bestaan karperpopulaties uit een klein aantal betrekkelijk grote individuen. Wanneer roofvissen zoals snoeken afwezig zijn, bestaan de karperpopulaties uit kleine individuen die in grote aantallen voorkomen. Om gericht naar dit verschijnsel te kunnen kijken werden karpers in vijvers gehouden. In de helft van deze vijvers waren snoeken losgelaten. Na twaalf weken was er een verschil in lichaamsvorm ontstaan tussen karpers uit de vijvers met snoek en die uit de vijvers zonder snoek. De afstand tussen rug en buikzijde van karpers in gezelschap van snoek was groter geworden; ze hadden een dieper lichaam gekregen. Dit zou het gevolg kunnen zijn van selectieve predatie, dat wil zeggen dat de snoeken vooral karpers met relatief kleine lichaamsdiepte aten, zodat de exemplaren met diepe lichamen overbleven. Dit bleek niet zo te zijn. De lichaams-

vorm van de individuele karpers in de vijvers met snoek was werkelijk veranderd: een fenotypische respons op de aanwezigheid van de roofvis. Snoeken kunnen karpers met diepe lichamen moeilijk of niet naar binnen krijgen. Bij voorkeur kiezen ze minder diepe prooien dan ze maximaal aankunnen. De lichaamsdiepte van de karpers in de vijvers met predatoren was zo groot geworden dat ze voor de snoeken nét geen potentiële prooi meer vormden. Als karpers met een relatief grote lichaamsdiepte minder gevaar lopen door predatoren te worden gegrepen, waarom bestaan er dan nog slanke karpers? Waarschijnlijk omdat een grote lichaamsdiepte niet onder alle omstandigheden voordelig is. Karpers met diepe lichamen ondervinden relatief veel weerstand in het water, waardoor zwemmen energetisch 'duur' wordt. Wanneer er geen predatoren aanwezig zijn, is er geen reden deze kosten te maken en wanneer de concurrentie om voedsel sterk is, kan het minimaliseren van deze kosten zelfs van levensbelang zijn. Dat er op sommige plaatsen (of in sommige jaren) meer snoeken voorkomen dan op andere is aannemelijk. Minder duidelijk is hoe de vormverandering in gang wordt gezet. Sommige karperachtigen reageren op alarmstoffen die worden uitgescheiden door soortgenoten, nadat ze gegrepen zijn door een roofvis. De 'trigger' zou dus chemisch kunnen zijn.

Enkele furusoorten veranderden na de explosieve toename van nijlbaars ook van vorm, net als de karpers. Maar we weten niet of die vormveranderingen fenotypisch waren of genetisch. In tegenstelling tot de karpers werden sommige furusoorten niet dieper, maar juist slanker. Misschien maakte dat de vissen sneller, zodat ze meer kans hadden te ontsnappen.

Voor de meeste furusoorten uit het open water was de selectiedruk die de nijlbaars vormde, te sterk om evolutionair te reageren. Maar in het woongebied van de nijlbaars zijn nog enkele furusoorten overgebleven. De komende jaren zullen we waarschijnlijk te weten komen in hoeverre hun verspreiding en levenscyclus verandert tengevolge van de confrontatie met nijlbaarzen.

Wanneer soorten uitsterven en de biologische diversiteit daardoor afneemt, ontstaat ecologische en geografische ruimte voor vernieuwing. Het scheppen van ruimte is de voornaamste rol van uitsterven in de evolutie. Wezenlijke vormvernieuwing is vaak pas mogelijk nadat oude vormen te gronde zijn gegaan. Uit het fossie-

le archief is bekend dat een grote verscheidenheid aan nieuwe vormen dikwijls ontstaat na het massale verdwijnen van oude soorten. De radiatie van de zoogdieren die in een stroomversnelling kwam na het uitsterven van dinosauriërs, is daarvan het bekendste voorbeeld.[136]

Misschien zal het verdwijnen van de meeste furusoorten in het Victoriameer ruimte scheppen voor secundaire radiaties van overlevende soorten, of mogelijk ook van heel andere organismen, die beter tegen de nijlbaars bestand zijn. Hoeveel tijd hiermee gemoeid zal zijn is niet te voorspellen.

Van levensgemeenschappen op koraalriffen is bekend dat het miljoenen jaren kan duren voordat na massaal uitsterven van de oude gemeenschap een nieuwe rifgemeenschap is geëvolueerd. Maar ten opzichte van de meeste gewervelde dieren ontwikkelen visgemeenschappen die door furu gedomineerd worden zich razendsnel. De overlevende furu veranderen zelfs in een tempo dat hoog genoeg ligt om er binnen een biologenloopbaan iets van te zien te krijgen.

Het deprimerendste van het massale uitsterven van de furuzwerm is natuurlijk dat het een algemeen verschijnsel is van deze tijd. Wilson maakte schattingen van het aantal soorten dat jaarlijks definitief uit regenwouden verdwijnt. Zijn meest optimistische schatting was 27.000 soorten per jaar. Dat betekent 74 soorten per dag, of drie per uur.

Als het waar is dat voordat menselijke invloed een rol speelde een soort een levensverwachting had van ongeveer een miljoen jaar, dan zou dat betekenen dat er op elke miljoen soorten ongeveer één per jaar verdwijnt.[120] Wilson zegt hierover, dat door menselijke activiteit de kans op uitsterven van soorten in het regenwoud duizend tot tienduizend keer zo groot is geworden. Zijn conclusie is: ‘Clearly we are in the midst of one of the great extinction spasms of geological history.’

Wat kunnen we nu nog doen? Er is een groeiende groep biologen, limnologen en antropologen die zich inzet voor het behoud van het Victoriameer en zijn biologische diversiteit. Ze zijn verenigd in het Lake Victoria Research and Conservation Team, waaronder ook onze groep valt. De furu werden inmiddels opgenomen in het

boek van bedreigde diersoorten van de International Union for the Conservation of Nature (IUCN). Ook ging er een Captive Breeding Program van start. Ongeveer veertig soorten werden opgestuurd naar Europa en Amerika. Elke vis werd verpakt in een plastic zakje met water en een bel zuurstof. Met behulp van een missievliegtuigje, waarmee gewoonlijk slechts zieken, kaas en jenever worden vervoerd, lukte het vissen naar Dar-es-Salaam te transporteren en met een lijnvlucht naar Europa te sturen. De dieren zijn nu ondergebracht in vele dierentuinen in Europa en Amerika en worden daar doorgekweekt.[146] Sommige biologen hopen dat een deel van deze soorten ooit weer zal kunnen worden losgelaten in het Victoriameer of in kleinere meren daar in de buurt. In elk geval is het mogelijk het gedrag van deze dieren nog te bekijken, zolang ze in gevangenschap bestaan. Ook bestaan er plannen om reservaten aan te leggen waar een deel van de furusoorten tegen de nijlbaars kan worden beschermd. Maar het meest urgente is dat de veranderingen in het meer op de voet gevolgd worden, nu het ecosysteem permanent onder stress staat.

## Eindnoten:


129 A.M. Anderson (1961). Further observation concerning the proposed introduction of Nile perch into Lake Victoria. *E.Afr.For.J.* 26:195-201.

130 G. Fryer (1960). Concerning the proposed introduction of Nile perch into Lake Victoria. *E.Afric.J.Agr.* 25:267-270.

131 R.H. Lowe-McConnell (1993). Fish faunas of the African Great Lakes: Origins, diversity, and vulnerability. *Conservation Biology* 7:634-643.

132 B. Kinloch (1972). *The Shamba Raiders, Memories of a Game Warden*. Collins and Harvill Press, Londen.

133 R. Ogutu-Ohwayo (1990). The decline of the native fishes of Lake Victoria and Kyoga (East Africa) and the impact of introduced species, especially the Nile perch, *Lates niloticus*, and the Nile tilapia, *Oreochromis niloticus. Environ.Biol.Fishes* 27:81-96.

134 R. Ogutu-Ohwayo (1990). The reduction in fish species diversity in Lakes Victoria and Kyoga (East Africa) following human exploitation and introduction of non-native fishes. *J.Fish.Biol.* 37:207-208.

135 J. Stoneman, J.F. Rogers (1970). Increase in fish production achieved by stocking exotic species (Lake Kyoga, Uganda). *Occas.Pap.Fish.Dept.Uganda* 3:16-19.

120 E.O. Wilson (1992). *The Diversity of Life*. The Belknap Press, Cambridge, Mass.

136 D.M. Raup (1993). *Extinction, Bad Genes or Bad Luck*. Oxford Univ. Press, Oxford.

137 R.A. Prins, H.M. van Emden (eds.) (1989). *Het verdwijnen van soorten*. KNAW, Amsterdam.

120 E.O. Wilson (1992). *The Diversity of Life*. The Belknap Press, Cambridge, Mass.

138 T.J. Foose (1994). Riders of the last ark: the role of captive breeding in conservation strategies. In: L. Kaufman, K. Mallory (eds.): *The last extinction*. MIT Press, Cambridge, p. 149-178.

136 D.M. Raup (1993). *Extinction, Bad Genes or Bad Luck*. Oxford Univ. Press, Oxford.

136 D.M. Raup (1993). *Extinction, Bad Genes or Bad Luck*. Oxford Univ. Press, Oxford.

139 J. Smit (1989). Een catastrofale milieucrisis 66.5 miljoen jaar geleden. In: R.A. Prins, H.M. van Emden (eds.): *Het verdwijnen van soorten*. KNAW, Amsterdam, p. 41-59.

140 D.M. Raup, J.J. Sepkoski (1984). Periodicity of extinctions in the geologic past. *Proc.Nat.Ac.Sci.* (USA) 81:801-805.

141 D.M. Raup, J.J. Sepkoski (1986). Periodic extinction of families and genera. *Science* 231:833-836.

142 C. Patterson, A.B. Smith (1989). Periodicity in extinction: the role of systematics. *Ecology* 70:802-811.
143 N.F. Hughes (1983). *A Study of the Nile Perch, an Introduced Predator in the Kavirondo Gulf of Lake Victoria*. Oxford Univ. Press, Oxford.
136 D.M. Raup (1993). *Extinction, Bad Genes or Bad Luck*. Oxford Univ. Press, Oxford.
144 F. Witte, T. Goldschmidt, J. Wanink, M.J.P. van Oijen, P.C. Goudswaard, E.L.M. Witte-Maas, N. Boutton (1992). The destruction of an endemic species flock: quantitative data on the decline of the haplochromine cichlids of Lake Victoria. *Environ.Biol.Fish.* 34:1-28.
145 C. Brönmark, J.G. Miner (1992). Predator-induced phenotypical change in body morphology in Crucian carp. *Science* 258:1348-1350.
136 D.M. Raup (1993). *Extinction, Bad Genes or Bad Luck*. Oxford Univ. Press, Oxford.
120 E.O. Wilson (1992). *The Diversity of Life*. The Belknap Press, Cambridge, Mass.
146 L. Kaufman (1993). Why the ark is sinking. In: L. Kaufman, K. Mallory (eds.): *The Last Extinction*. MIT Press, Cambridge, p. 1-41.

# 9 De verlosser: een ecosysteem onder stress

## Terug naar Mwanza, 1989

Levocatus haalt me op bij mijn logeeradres in Mwanza. Hij lijkt geen dag ouder geworden in de drie jaren die zijn verstreken sinds mijn vertrek. We geven elkaar verheugd de hand. Als ik de mijne Europees wil terugtrekken, schiet het me net op tijd te binnen: de toegestoken hand wordt pas losgelaten na een herhaald grijpen en kneden van elkaars duim. Intussen wil ik Levocatus zeggen dat ik hem gemist heb, en zoek naar het woord 'missen' in het Swahili. Tevergeefs. 'Ik was niet blij je niet te zien en nu ben ik blij je wel te zien,' hakkel ik geërgerd. We lopen naar de stad en passeren het kleine station uit de koloniale tijd dat half verscholen ligt achter geboomte. Er is iets veranderd, maar het duurt even voordat ik erachter ben wat. Het pleisterwerk is geschilderd en ook het puntige pannendak is hersteld. Het station maakt een minder vermoeide indruk.

De economie die in het begin van de jaren tachtig steeds verder in het slop raakte, heeft zich enigszins hersteld. Nyerere heeft zijn rigide socialistische beleid, dat gericht was op 'selfreliance', tot het bittere einde volgehouden. Vooral de laatste jaren van zijn bewind leden de Tanzanianen onder de verbeten integriteit van de president, die zelfs niet wilde doen alsof hij boog voor het Westen. Import van buitenlandse goederen - die maar afhankelijkheid kweekt - werd beperkt tot het absoluut noodzakelijke. Als gevolg daarvan was er steeds minder te krijgen, want in het land zelf wordt weinig geproduceerd. Maar Mwinyi, de nieuwe president, is een minder steile socialist. Hij staat niet geheel afwijzend tegen-

over buitenlandse investeerders en import van goederen. En ja hoor, daar komen de verfpotten en dakpannen al aangevlogen. Particuliere initiatieven krijgen weer een kans en handel drijven wordt niet langer ontmoedigd: essentialia zoals zeep, lampolie, lucifers en geneesmiddelen zijn weer verkrijgbaar en zelfs ijskasten, video's, fietsen en motoren zijn te koop.

'Kijk maar bij de Indiërs,' zegt Levocatus. Hij blijft staan en pakt mijn schouder vast. 'Alles hebben ze in hun winkels, werkelijk alles. *Mpaka gari*, tot auto's aan toe.' Even pauzeert hij en zegt: 'Voor degenen die het zich kunnen veroorloven.' Ik hoor aan de gelaten manier waarop hij het zegt dat hij zichzelf niet rekent tot die groep.

Uit een luidspreker klinkt vrolijke muziek. Van de in het Swahili gezongen tekst versta ik enkele flarden: 'Jij wilt graag goed eten... ach, liefste, kon ik maar komen aan het medicijn dat geld heet... iemand vermoorden. Dat gaat ver... God... verbod... trala.'

Het plein voor het station ligt vol nijlbaars, verpakt in mooie constructies van rondgebogen takken en gras. De balen zien er vanzelfsprekend uit, alsof ze al duizenden jaren zo gemaakt worden. Toch zie ik ze voor het eerst. Het verrast me dat er in zo korte tijd een volledige industrie is ontstaan. Er zijn fileerfabrieken en rokerijen bij gekomen en tegenwoordig wordt nijlbaars ook ingeblikt. Via Kenia worden de baarzen op grote schaal geëxporteerd naar Israël en Europa. Melle had het goed gezien indertijd. In een Indonesisch restaurant in Amsterdam werd me pas nog een visgerecht uit Sulawesi aanbevolen. Ik wilde het graag proberen. Nadat het was opgediend begon ik argeloos te genieten en waande me in Azië. Tot een vage moddersmaak de geur van koriander verdrong en me met een smak terugzette op de pont die richting Emin Pashagolf voer. Hoe we, wekenlang levend op een dieet van nijlbaars met rijst en kiezelstenen, het leger nijlbaarzen probeerden in te halen, in de hoop nog ongerepte gebieden aan te treffen. Dit was onmiskenbaar nijlbaars verborgen in een kruidige Aziatische korst.

In een overdekte galerij voor kantoren en bagagedepot zit een menigte op de grond te wachten op de trein naar Dar-es-Salaam. Er is een grote kans dat deze *treni* dezelfde avond nog in beweging zal komen, en als hij eenmaal rijdt is hij niet meer te houden. Wie

niet weken van tevoren een kaartje heeft gereserveerd, komt vroeg, in de hoop een niet-opgeëiste plaats te bemachtigen. De wachtenden hebben alle tijd. Samengeperst onder het afdak van de smalle galerij, wordt al die tijd haast tastbaar. Ik betrap mezelf op de neiging er wat van mee te willen graaien. Maar zou ik niet liever proberen hier werkelijk aan te komen, het westerse tijdsbesef af te schudden? Als er tenminste een weg terug is voor de westerling die zich over een smal pad van dichtgesneeuwde agenda's linea recta naar een definitief einde laat sleuren?

Het is vroeg, het derde uur van de dag is nog niet verstreken en toch is het al heet. Er waait een aangename, zachte wind. '*Mvua*, regen,' zegt Levocatus, en wijst naar de lucht. Vóór ons hangt een compact buitje als een smet op het strakke blauw. Een laatste stuiptrekking van de regentijd. De druppels bereiken de grond niet eens meer, stomend deinst het water terug voor de aarde.

We lopen van Mwanza over het spoor richting Nyegezi en passeren industrieterreinen, een scheepswerf en houtzagerijen. Op de muren van verwaarloosde loodsen zijn rauwe tekeningen van seksuele ontmoetingen gemaakt, die me dankbaar stemmen dat ik geen Tanzaniaanse vrouw ben.

Onder een boom naast een pompstation zitten jongens, omringd door stapels autobanden. Bandelichters, een met de voet te bedienen luchtpompje en een doos met benodigdheden om banden te plakken vormen de pijlers van hun bedrijf. Een jongen die kinderverlamming heeft gehad, steekt zo snel als hij kan kruipend de weg over en nestelt zich tegen de boom van de bandenplakkers. Zijn knieën zijn rauw geschaafd. Waarom beschermt hij ze niet met een stuk buitenband?

Levocatus ziet me kijken en zegt: 'Zijn familie geeft hem te eten.' Vervolgens vraagt hij naar mijn familie. 'Hoe is het met je ouders? Met je vrouw? Heeft ze gebaard?' Hij schudt zijn hoofd als ik vertel dat ik nog altijd kinderloos ben, en zegt: 'Je had ook niets voor haar betaald als ik het me goed herinner?'

Stapels jutezakken met houtskool liggen hoog opgetast langs de weg. Wachtend op klanten spelen de eigenaars een spelletje *bao* naast de ingang van hun stenen huisje.

Levocatus wordt geroepen door een jongen die op een kruk zit aan de overkant van de weg. Achter hem staat de kapper, die bezig

was hem kaal te scheren met een tondeuse. Levocatus gaat naar het tweetal toe, terwijl ik blijf wachten. Drie bijeneters landen op een elektriciteitsdraad die langs het spoor loopt. Eidooiergeel, groen, zwart, wit? Hun kleuren kan ik in het schelle licht slecht zien. Dan voel ik een hand die me meetrekt.

Onderweg ontmoet Levocatus vele bekenden. Hij benadert zijn stamgenoten anders dan mij. Zodra er een Sukuma aankomt, schiet hij in de rol van plaatselijke grootheid. Levocatus is immers *mganga*, de traditionele genezer van Nyegezi, een gewichtig personage. Hij is als geen ander bedreven in het oplossen van conceptieproblemen, al laat hij zich daar nooit op voorstaan. De genen spreken voor zich. Vooral jonge vrouwen begroet hij met geheven hoofd en holle rug. Zij op hun beurt gaan diep door de knieën, bedeesd groetend met geloken ogen. Intussen blijven rug en nek gestrekt vanwege de volgeladen manden die ze op hun hoofd dragen: rijst, maïsmeel, bonen, vruchten. Uit een mand steekt de kop van een reusachtige nijlbaars. De bek en een wang onder een kil loerend oog, steken uit de kleurige omslagdoek waarin de vis is gewikkeld.

Hoe gaat het Levocatus, zijn drie vrouwen en meer dan dertig wettige kinderen? Een van zijn vrouwen, Theresa, heeft hersenmalaria gehad, vertelt hij. Ze is niet meer goed bij zinnen en loopt regelmatig weg. Levocatus heeft slecht zicht op haar. ‘Het is lastig leven met vrouwen die zo ver uit elkaar wonen,’ zegt hij. Ook voor de vrouwen, bedenk ik. Vroeger zouden ze op één erf hebben gewoond en misschien steun aan elkaar hebben gehad. Tegenwoordig wonen echtgenotes van mannen als Levocatus op verschillende erven, een welwillend gebaar naar de katholieke kerk. Ik zou graag van zijn vrouwen horen hoe ze denken over deze diaspora ter ere van de monogamie, maar dat is me nooit gelukt. Voor deze plattelandsvrouwen is een man een andere species, zeker een witte man. Kook je nog altijd voor de paters, vraag ik? Levocatus beaamt het. Alleen door verschillende beroepen en bezigheden te combineren kan hij zijn uitgebreide familie onderhouden. Hij werkt als missiekok, bewaker, psycholoog, traditioneel genezer, stoker van sterke drank, hennepkweker en hij verhandelt alles waar winst in zit.

Langs de weg ligt het karkas van een autobus, verveloos en ver-

roest. Drie woorden, in zwierige rode letters achterop de bus geschilderd, zijn met moeite te ontcijferen: *Shauri a Mungu*, echt waar. In de bus wuiven verdorde maïsplanten heen en weer. Voor aan de bus verschijnt in de deuropening een spierwitte geit. Ze kijkt naar links, naar rechts en stapt geroutineerd uit, gevolgd door haar gezelschap, dat bestaat uit drie andere geiten. In de berm vinden ze hun bestemming.

## Muggenolie

We naderen Mkuyuni, een klein marktplaatsje halverwege Mwanza en Nyegezi, en besluiten te pauzeren. Op de muur van een vermolmde houten keet waar limonade wordt verkocht, staat in een ongeoefend handschrift: Miami Bech Hotel. Ik ben buiten adem en kan nauwelijks drinken. Tegen de wand en over het dak van een naburig marktstalletje heeft zich een passieplant geslingerd, waarvan de blauwe bloemen met wit hart fel afsteken bij het dak van golfplaat. De verkoopster, een matrone die nauwelijks in het stalletje past, wenkt me. Ze wijst trots naar haar voorraad margarine in blik. De blikken zijn maar half zichtbaar doordat er een lijn met kanten slipjes voor hangt. Een plank lager staan potten vaseline en mariakaakjes.

‘Steengoed,’ zeg ik, en steek mijn duim omhoog.

Maar zo gemakkelijk kom ik niet van haar af. De verkoopster biedt me achtereenvolgens al haar produkten aan. Zodra ze merkt dat ik niet van plan ben iets aan te schaffen, betrekt haar gezicht. Je wilt geen margarine, geen slipje, geen vaseline, geen biscuit. Wat moet ik eigenlijk met je? Stuurs verdwijnt ze onder de toonbank. Als ze weer tevoorschijn komt, overhandigt ze me muggenolie in een glibberig flesje dat is afgesloten met een bijgesneden kurk, en zegt: ‘Pak aan, zwerver. Dat zul je nodig hebben.’

‘Zijn er meer muggen dan vroeger?’ vraag ik.

‘Het zijn er veel, ongelooflijk veel. We doen geen oog dicht.’

‘Maar zijn het er meer dan vroeger?’

De vrouw barst in lachen uit en vraagt Levocatus wat ik in godsnaam bedoel. Ik heb direct spijt van mijn vraag, maar nu is het te laat.

‘De meeste vissen die muggelarven eten zijn uit het meer ver-

dwenen. Doordat de larven minder gegeten worden, zou het aantal muggen sterk gegroeid kunnen zijn,' licht ik toe. Ik besef nu pas dat ze niet weet dat een mug larven heeft, laat staan dat die in het water leven.

'I seeee,' zegt de verkoopster, terwijl ze me voorgoed afschrijft. Ze neemt de muggenolie uit mijn handen en geeft het flesje aan Levocatus: 'Eerbiedwaardige oude man, neem deze muggenolie voor uw vriend. Het zal hem goed doen.'

Ik luister maar half naar Levocatus en de verkoopster. Mijn aandacht wordt afgeleid door twee vrouwen die in de schaduw van een overdekte hal staan te praten. Ze komen van de slager. Beiden dragen op hun hoofd een aluminium schaal waarop met uitgestoken tong de afgehouwen kop van een rund ligt. De vrouwen praten geanimeerd, lachen, grijpen elkaars schouders. Ze draaien om elkaar heen, zakken door de knieën. Het is net geen dansen. Alleen hun nek houden ze stokstijf. De runderkoppen hogerop willen elkaar likken maar ze komen elkaar niet nader.

'*Njoo*, kom,' zegt Levocatus. Bij de visstalletjes ligt gedroogde *dagaa*. De visjes zijn geteld en in kleine porties neergelegd. Ook zijn er nijltilapia's met bekrompen koppen en een jonge meerval met prikoogjes en lange snorharen, die reutelend protesteert tegen zijn voortijdige dood. Als hij er eindelijk klaar voor is, krijgt hij uitstel van executie doordat de verkoper hem besprenkelt met water, en kan hij weer van voren af aan beginnen. Op een tafel naast de gemartelde meerval liggen stapels nijlbaars. Strontvliegen zwermen eromheen, pootje badend in het bloed op de moten vis. Na lang zoeken ontdek ik een bruingeblakerde furu, een slakkeneter uit ondiep water. Het dier is gerookt.

Een groep jongetjes houdt op met het kauwen van suikerriet zodra ze me in de gaten krijgen. 'Een witte, een witte!' roepen ze. Om beurten naderen ze me behoedzaam, tikken me aan en zeggen lachend '*TX*', om vervolgens gillend met wijdgespreide armen weg te hollen. TX, met die twee letters beginnen de nummerborden van de voertuigen van *expatriates*.

We gaan weer op pad. Over de zandweg vol diepe kuilen rijdt weinig verkeer. Het is stiller, landelijker geworden. Hier was vroeger een geasfalteerde weg. Zware vrachtwagens die niet door Oeganda konden rijden tijdens het bewind van Amin en de eerste ja-

ren daarna, namen noodgedwongen deze route. De weg raakte overbelast. Er vielen gaten in het asfalt en het zand eronder spoelde weg. Zelfs de onnavolgbare chauffeurs van de lokale Fantastic Express Bus Service slaagden er ten slotte niet meer in de slalom te maken tussen de metersdiepe kuilen door. Tegenwoordig rijdt het vrachtverkeer weer via Oeganda naar Rwanda, Burundi en Zaïre en wij lopen over een zandweg. Veel gemakkelijker te onderhouden dan een snelweg, maar een lang leven zal het zandpad niet zijn beschoren. Zodra een president of paus besluit deze route te kiezen, wordt er een loper van asfalt uitgerold.

'Aan *sangara*, de nijlbaars, wordt goed verdiend, heb ik begrepen. Maar ik las dat de winsten vooral ten goede komen aan een kleine groep van welgestelde lieden,' zeg ik.

'Eh,' antwoordt Levocatus instemmend. 'Zij hebben boten en netten.'

'Maar wat betekent nijlbaars voor mensen zoals jij?'

'Sangara kwam als geroepen. Wat hadden we moeten eten als er geen nijlbaars was geweest? Sangara heeft ons gered, *mkombozi*,' zegt Levocatus.

'*Mkombozi*?'

Levocatus kent de betekenis van het woord in het Engels niet. Ik spreek enkele voorbijgangers aan om het te vragen. '*Mkombozi*,' zegt een dikbuikige man met een vlezig hoofd, '*mkombozi* means the saviour... eh.' Hij straalt van blijdschap en voegt er ten overvloede aan toe: 'So that now you know the meaning of this word.'

'Are you from Japan? Ah, from Europe. I am so sorry. Unfortunately, you look like a Japanese.' Hij schiet in de lach en keert de palm van zijn rechterhand naar boven.

Ik klets mijn vlakke rechterhand op de zijne en bedank hem uitvoerig.

'*Karibu Tanzania*, welkom in Tanzania,' besluit hij.

Minuten later hoor ik Levocatus nog zachtjes mompelen: 'Verlosser, verlosser.'

## Mooie schoenen

Rotsblokken liggen als grillig gestapelde broden in het landschap. Zwaluwen jagen er met grote snelheid omheen. Metershoge eu-

forbia's staan als reuzekandelaars in de nabijheid van de rotspartijen. Zal ik naar de rotsschilderingen gaan? Die waren hier vlakbij. Op zoek naar de luipaard en de caracal vond ik indertijd bij toeval symbolische schilderingen onder een overhangende rots. Geen dier- of mensfiguren, maar abstracte tekens. Ik heb geen idee van hun oorspronkelijke betekenis of ouderdom, maar ik ben geneigd een offer te brengen alvorens ik het meer opga. Een zuurzak, een mango, limoenen, en daaromheen een krans van bloemen. Daarnaast op een bananeblad een moot van de *mkombozi*. En dan maar prevelen dat de verlosser weer opkrast voordat het ecosysteem knapt en het meer verandert in een levenloze woestenij. 'Hé, dromer,' zegt Levocatus, terwijl hij mijn hand vastpakt en me meetrekt.

Het grootste deel van de tocht onttrekken heuvels de Mwanzagolf aan het zicht, maar ik ruik het meer en zo nu en dan is het water even te zien. Als ik visarenden hoor roepen kan ik mezelf haast niet bedwingen. Ik wil het water op.

Bij de afslag naar Nyegezi passeert ons een auto met een laadbak vol mensen. Er wordt gelachen en gezwaaid, de auto stopt. Levocatus en ik zien niets meer door het opstuivende zand. We knijpen onze ogen dicht en beschermen ze met onze armen. Even later doemen er lachende gezichten op uit de stofwolk. Medewerkers van het instituut: Kabika, Bahati, Kitabwa, Jane, Kurwa en Maembe. Er volgt een hartelijke begroeting en ik word bestookt met vragen. Hoe is het met je vrouw? Heb je de koppelingsplaten? Hoeveel kinderen?

De chauffeur is meer gefascineerd door mijn schoeisel, dan door mijn geringe voortplantingssucces en zegt: '*Viatu vizuri*, mooie schoenen, buitengewoon mooie schoenen zelfs.'

'"Door de bush" heten deze schoenen,' zeg ik.

'Very good,' antwoordt de chauffeur. 'Ik moet door de bush. Maybe we can cooperate.'

Levocatus en ik slaan het aanbod van een lift af en gaan te voet verder. Overdonderd door de hoeveelheid bekenden die alleen al uit deze ene auto te voorschijn kwam, vraag ik me bezorgd af of ik wel voldoende *zawadi*, geschenken, heb meegebracht om iedereen het gevoel te geven dat ik aan ze heb gedacht.

In de verte is nu de Luguruberg te zien, maar de gebouwen van

het retraitecentrum kan ik niet ontdekken. Alleen een vaag streepje, de zuil waar ooit de klok van de kapel aan hing, is van hier af zichtbaar.

Het loopt zwaar over het rulle zand. Ik verbaas me over de jongensachtige gang van Levocatus. Hij zal nu een jaar of zestig zijn, maar hij is nog altijd beweeglijk, tanig en gespierd. Ik sjok log achter hem aan. '*Labda utapata mtoto sasa*, misschien krijg je eindelijk een kind,' zegt hij. Ik verbaas me over het fanatisme waarmee de Tanzanianen aan hun voortplantingssucces werken. Dat was ik vergeten.

Een bonte ijsvogel vliegt laag over. Hij heeft een zilverblinkend visje, een *dagaa*, in zijn snavel geklemd. We gaan zitten met uitzicht op een steile afgraving, die eruitziet alsof er met een kanon op geschoten is. De wand lijkt doorzeefd met kogelgaten. Bij nader inzien is de verdeling van de gaten over de wand niet willekeurig, maar regelmatig. Achter hun plaatsing gaat een systeem schuil. De gaten zijn de ingangen naar de holen van de ijsvogels. In een boom naast de afgraving zitten tientallen ijsvogels te kwekken, voornamelijk mannetjes. Ze zijn herkenbaar aan een smalle baan van zwarte veertjes die als een halsband rondom hun witte nek zit.

Uit het ei kruipen gemiddeld evenveel mannetjes als vrouwtjes, maar bij volwassen vogels zijn de mannetjes veruit in de meerderheid. De vrouwtjes brengen meer tijd door op het broedsel en sneuvelen daarbij vaker dan de foeragerende mannetjes. Zwarte mamba's, cobra's, nijlvaranen en zebramangoesten vormen een voortdurende bedreiging voor het broedsel en het vrouwtje zelf. Zo ontstaat een overschot aan mannetjes. In een van de holen verdwijnen kort na elkaar verschillende mannetjes met een visje in hun bek. Een broedend paar wordt bij het voedselzoeken voor de jongen geholpen door een derde vogel. Soms zijn deze helpers zonen of dochters van het paar, soms zijn het broers of zusters zonder partner. Zonen en dochters worden als helper altijd geaccepteerd, in tegenstelling tot broers en zusters. Hoe moeilijker de ouders het hebben met het bevoorraden van de jongen, des te sterker is hun neiging hulp van een derde niet af te slaan. Een flexibel helperssysteem. De helpers die verwant zijn met het broedende paar, maken van de nood een deugd. Door te investeren in neven

en nichten spannen ze zich in voor de verbreiding van hun eigen genen. Dat is minder efficiënt dan zelf broeden, omdat de verwantschapsgraad met neven en nichten maar half zo groot is als met de eigen jongen, maar voor een onvolwassen vogel of een vrijgezel is het beter dan niets en allicht steekt hij er iets van op.[147] Wanneer de volgende ijsvogel die van het meer af komt, weer een dagaa in zijn bek heeft, wil ik blijven kijken. '*Sawa, sawa*, dat is goed,' antwoordt Levocatus, terwijl hij opstaat en de rode aarde van zijn broek slaat. 'Zie je straks op de berg.' Ook de volgende vier ijsvogels brengen dagaa, maar geen enkele furu. Vóór de komst van de nijlbaars kwam dat zelden of nooit voor. Alleen al aan het foerageergedrag van deze vogels is te zien dat het ecosysteem is veranderd.

## Het instituut

Tientallen meisjes bewerken met de *jembe*, een spade, de akker van de school. Ze zijn gekleed in groene plisserokken en dragen daarboven smetteloos witte bloesjes. '*Habari za kazi*, hoe gaat het werk?' vraag ik aan een meisje dat me leunend op haar *jembe* aanstaart. Ze is vrij groot en zwaargebouwd: machtige lendenen en flinke dijen. Ik schrik. Dit is precies de plek waar die landrover stond. Het was in de namiddag. Net als nu werkten de meisjes verplicht op de schoolakker. In de auto zaten drie oudere mannen, regeringsfunctionarissen, en één vrouw, de directrice van de school. De mannen kozen uit de bukkende meute een meisje voor de nacht. Weigerde een uitverkoren meisje, dan werd ze van school gestuurd. Werd ze zwanger, dan wachtte haar hetzelfde lot. De kans op besmetting met AIDS speelt in dat verhaal geen rol. Het was 1984 en niemand in deze omgeving was zich ervan bewust dat er een epidemie om zich heen greep.

Ik slenter verder naar het instituut. Het ijzeren hek wordt opengedaan door Machota, een van de bewakers. Hij kijkt me aan alsof hij een geest ziet verschijnen en spreekt op gedempte toon enkele malen mijn naam uit. Hij is geen Sukuma, maar een Kuria uit het noorden van Tanzania, herkenbaar aan de oorlellen die als sleuteldroppen zijn opengewerkt. Uit het bewakershokje komt een tweede *askari* te voorschijn. Hij rekt zich uit en pakt zijn knots.

Het instituut maakt een uitgestorven indruk. Het is nog vroeg, maar de meeste medewerkers zijn al weer vertrokken, nadat ze door het zetten van een handtekening het onomstotelijke bewijs hebben geleverd van hun aanwezigheid. In de stad zullen ze proberen achterstallig salaris los te weken, een langdurig proces dat grote vasthoudendheid vergt.

Als ik over de binnenplaats loop, verstoor ik het samenzijn der koudbloedigen. Tientallen hagedissen en agamen schieten weg onder visnetten die op de grond liggen te drogen. Waar al deze reptielen van bestaan wordt snel duidelijk. Onder een van de nachtlampen ligt een berg gevleugelde lijkjes van niet-stekende muggen. Het zijn er meer dan ooit. Het meer is lek, is mijn eerste gedachte. De energie spuit uit het systeem. Het grootste deel van deze muggen zou in het oude ecosysteem zijn geëindigd in een vis. De berg dode insekten bevestigt mijn verwachting dat de hoeveelheid muggen zou toenemen, nu de predatoren van hun larven grotendeels zijn uitgeroeid.

Boven het meer hangt een schimmig beeld. Zuilen met vage contouren, honderden meters hoog. Het zijn zwermen muggen die zo kunnen worden weggeblazen. Nooit eerder zag ik hier muggenwolken van deze omvang. Wel bij het Malawimeer, waar de muggen geoogst worden. De bevolking draait er balletjes van die worden gegeten.

Een groot deel van de insekten behoort tot het geslacht Chaoborus. Hun larven brengen de dag in de modderbodem door, maar migreren na zonsondergang de waterkolom in om zoöplankton te eten. Na zonsondergang is de kans dat ze gegrepen worden door visueel jagende roofdieren betrekkelijk klein. De levenscyclus van Chaoborussoorten, die ongeveer twee maanden duurt, is afgestemd op de hoeveelheid maanlicht. De larven gaan omstreeks nieuwe maan, als de hoeveelheid hemellicht minimaal is, over in het kwetsbare popstadium en verlaten het water als mug. Er wordt gepaard, de vrouwtjes leggen eieren die in het water terechtkomen, en de cyclus begint van voren af aan. In het verstoorde systeem zijn de muggen geen tussenschakel meer, maar vormen ze de laatste schakel in de keten. Langzamerhand tekenen zich enkele voedselketens van het gewijzigde ecosysteem af in mijn hoofd, maar hoe die op elkaar aansluiten is me nog niet duidelijk.

Mhoja, James en Elimo zwaaien en roepen vanaf de Sangara die enkele tientallen meters uit de oever ligt. Ik heb geluk. Er wordt vandaag gevist en ik ben welkom aan boord. De bemanning maakt de Sangara klaar voor vertrek. Met een kano word ik opgehaald en weer volgt een eindeloos begroetingsritueel.

'*Bwana Tesi*. Heb je mijn brief ontvangen?' vraagt Mhoja.

'Jazeker,' zeg ik. Vermoedelijk bedoelt hij die boodschappenlijst.

'Je visjes zijn weg,' zegt Elimo lachend.

'Ik heb het gehoord,' antwoord ik, met moeite mijn evenwicht bewarend als ik in de kano stap.

Het is razendsnel gegaan. Pas in 1985 werd ik me er voor het eerst van bewust dat er door nijlbaarzen een ravage werd aangericht in de Mwanzagolf. De furusoorten die ik jarenlang week in week uit had gevangen in het noordelijke deel van de Mwanzagolf, verdwenen in hoog tempo en er kwamen enkele soorten uit dieper water voor in de plaats. In 1986 vertrok ik naar Nederland, maar het werk werd door anderen voortgezet. In 1988 waren alle furu in het open water van de Mwanzagolf verdwenen, op enkele zoöplanktoneters na. Hoe zou het systeem er nu, weer een jaar later, uitzien?[148]

'Waar wil je vissen? Jij mag het zeggen, omdat je ons niet bent vergeten,' zegt Mhoja.

Ik vraag de bemanning een trek te maken over station G. Het anker wordt gelicht. De ijsvogels die op de rand van de stuurhut zaten, vliegen kwetterend terug naar de oever en het schip tuft de Nyegezibaai uit. Op weg naar mijn oude stekje.

Het gaat harder waaien. De muggenwolken boven het meer zijn verdwenen. Evenwijdige witte strepen doorsnijden het gerimpelde wateroppervlak in de richting van de wind. Een groep vuilwitte pelikanen landt achter het schip en dobbert, geduldig wachtend op vis, achter de boot aan.

Als we de trek hebben gemaakt, worden de kabels van het net op de winch gedraaid en even later komt het net boven water. Druipend slingert het heen en weer aan de galg. Vóór het nijlbaarstijdperk had de gevulde moordkuil de vorm van een grote bol. Er zaten gewoonlijk honderdduizenden furu in, wat dagaa, enkele longvissen, meervallen en nijltilapia's. En vaak was er een olifants-

snuitvis, stekelaal of andere minder gewone soort bij. Ditmaal is de moordkuil hobbelig van vorm. De vissen zijn groot, maar het zijn er veel minder. Mhoja trekt het touw waarmee de moordkuil is dichtgeknoopt, met een ruk los en springt opzij. Terwijl de vissen neerstorten op het dek, maakt hij een dansje. '*Mbuzi, mbuzi*, een geit, een geit,' roept hij stralend. Er is een nijlbaars bij van meer dan veertig kilo. Het doet me zoveel plezier Mhoja zo bezig te zien dat ik vergeet te walgen van de aanblik van al die dode dieren.

De samenstelling van de vangst is onherkenbaar. Als ik in Nederland een foto onder ogen had gekregen van deze vangst, zou ik niet hebben geloofd dat die in het Victoriameer was gedaan. Nijlbaarzen van klein tot groot liggen in een dik, zacht bed van bruine garnaaltjes. Hier en daar glinstert zilverkleurige dagaa en er liggen enkele nijltilapia's. Dat is alles. Geen longvissen, geen meervallen, geen olifantssnuitvissen en geen enkele furu. Een gruwelijke verarming van het ecosysteem. De gedifferentieerde levensgemeenschap die gedurende ten minste veertienduizend jaar, maar misschien zelfs honderdduizenden jaren van coëvolutie vorm kreeg, veranderde binnen een decennium in een verpauperde puinhoop. Maar er klopt iets niet. Hoe is het mogelijk dat er nog volop nijlbaars wordt gevangen, terwijl hun voornaamste voedselbron, de furu, al jaren is verdwenen?

## Een garnaal ontplooit zich

In 1985 werd een, mede door onze groep ondertekend, artikel gepubliceerd waarin werd voorspeld dat het uitzetten van de nijlbaars desastreuze gevolgen zou hebben.[149] De introductie van deze roofvis werd in ethisch, wetenschappelijk en zelfs technologisch opzicht als een grove misstap beschouwd. In het verleden was er een belangrijke visserij geweest op furu, waarvan het grootste deel plantaardig plankton of organisch afval at. Van zonlicht via plantaardig plankton en organisch afval tot vis. Een kortere en dus efficiëntere voedselketen bestaat niet. Waar halen mensen de arrogantie vandaan om te gaan knoeien aan een systeem dat in de loop van zo'n lange coëvolutie toegeschoven is naar een min of meer evenwichtige toestand? Dat was de teneur van het artikel.

Halverwege de jaren tachtig bestond meer dan tachtig procent van de visbiomassa in de Keniase Nyanzagolf uit nijlbaars: ‘An atypical and clearly unsustainable role for a predator at the top of the food chain.’ Waarom is het zorgwekkend dat een toppredator het grootste deel van de biomassa vertegenwoordigt? Omdat de voedselpiramide op zijn kop staat. In een enkel geval, wanneer prooien ten opzichte van hun predatoren een uiterst korte generatietijd hebben, hoeft dat niet rampzalig te zijn, maar daarvan was hier geen sprake. Elke ecoloog zou in paniek raken wanneer in de Serengeti uitgestrekte kuddes leeuwen achter de laatste antilope aan hollen. Precies die toestand dreigde in het Victoriameer te ontstaan. De nijlbaarspopulatie zou instorten. De vernietiging van de inheemse fauna zou zelfs uit economisch en technologisch oogpunt zinloos zijn geweest. Het toppunt van stompzinnigheid.

Zo keken we er enkele jaren tegen aan, maar het liep anders. Zodra we iets voorspelden, verraste het ecosysteem door een onvoorziene wending. Een van die verrassingen was dat een voorheen onbelangrijke energiestroom door het systeem plotseling van vitaal belang werd. Het betrof de ontplooiing van een garnaal.

Organismen in een ecosysteem kunnen als volgt worden ingedeeld. Allereerst zijn er de planten, de primaire producenten. Strikt genomen zijn dit geen producenten van energie, maar transformeren ze die alleen tijdens het proces van de fotosynthese. Met behulp van zonneënergie worden kooldioxyde en water omgezet in energierijke koolstofverbindingen en in die vorm opgeslagen in de plant. Bij dat proces komt zuurstof vrij. De energierijke koolstofverbindingen, zoals suikers en zetmeel, zijn vervolgens beschikbaar voor de primaire consumenten. Deze organismen van het tweede niveau begrazen de primaire producenten. Dieren van het derde niveau, de secundaire consumenten, begrazen de primaire consumenten en zo verder tot het hoogste trofische niveau, dat van de toppredatoren. Opvallend is dat het aantal schakels in een voedselketen zelden meer en meestal minder bedraagt dan vijf, onafhankelijk van de soortenrijkdom van het systeem. Het nummer dat het trofische niveau draagt, geeft aan hoeveel schakels in de voedselketen het betreffende niveau van zonneënergie is verwijderd.[150]

In 1942 gaf de ecoloog Lindeman aan hoe de totale energie-in-

houd van de organismen op een zeker trofisch niveau berekend zou kunnen worden. Hij introduceerde het begrip ‘ecologische efficiëntie’. Dit is een maat om mee uit te drukken hoe op een zeker trofisch niveau de produktie van chemische potentiële energie zich verhoudt tot het verlies aan energie, dat onvermijdelijk optreedt: want een organisme moet nu eenmaal zijn structuur handhaven, groeien en zich voortplanten. Bovendien veroorzaken predatoren energieverlies op het trofische niveau van hun prooien.[150]

De aanpak van Lindeman maakte een objectieve vergelijking van álle ecosystemen mogelijk. In het water of op het land, jong of oud, tropisch of niet-tropisch. Voor ecosystemen in evenwichtstoestand geldt dat bij elke stap op de trofische ladder gemiddeld negentig procent van de energie verdwijnt. Wanneer de energieproduktie op het eerste niveau gesteld wordt op honderd procent, zal daarvan op het tweede niveau nog tien procent over zijn en op het derde nog maar één procent. De snel slinkende stroom van energie door een ecosysteem kan grafisch worden voorgesteld door een piramide, waarbij de brede basis wordt gevormd door primaire producenten en de top door predatoren van het hoogste trofische niveau. Op deze toppredatoren, die als regel groot en zeldzaam zijn, wordt door andere dieren niet gejaagd.

Net zoals de energiestroom door een ecosysteem kan worden bepaald, is het mogelijk om de totale biomassa die wordt belichaamd door opeenvolgende trofische niveaus te berekenen. Gewoonlijk vertegenwoordigen de primaire producenten veruit de grootste biomassa, gevolgd door de biomassa van de afvaleters, die het laatste beetje energie onttrekken aan dood plantaardig en dierlijk weefsel. De kleinste biomassa vertegenwoordigen de toppredatoren. De omgekeerde piramide van energiestroom en biomassa verklaart de bezorgdheid over de dominantie van nijlbaars in de visgemeenschap van het Victoriameer. De voorspelling dat de bloeiperiode van de nijlbaars niet langer kon voortbestaan dan de voorraad inheemse vis strekte, leek gegrond.

Nijlbaarzen in het open water gingen door met het eten van furu totdat er van deze laatste vrijwel geen exemplaar meer over was.[151] Maar waar bleven de duizenden uitgehongerde nijlbaarzen die zieltogend aan het wateroppervlak dreven? Hoe was het mogelijk dat hun aantal niet snel terugliep? Waardoor vond de voor-

spelde ineenstorting van de nijlbaarspopulatie niet plaats?

Doordat een garnaal, Caridina nilotica, explosief in aantal toenam. De bemanning schepte de ene voorraadbak na de andere vol met garnalen. Waar kwamen deze onwaarschijnlijke hoeveelheden vandaan? In het oude ecosysteem had ik af en toe oog in oog gestaan met een garnaal, maar het was er meestal slechts één geweest. Ving iemand op een dag meer dan drie garnalen, dan was dat een nieuwtje dat werd uitgewisseld. Garnalen kwam ik voornamelijk tegen in de magen van garnalenetende furu, die erin gespecialiseerd waren deze dieren op te sporen. En nu lagen er miljoenen garnalen open en bloot op dit dek.

Ik sneed een dode nijlbaars open en bekeek zijn maaginhoud. Garnalen. Zijn laatste maal had bestaan uit garnalen. Dat verklaarde waardoor de nijlbaarspopulatie niet was ingestort. Sinds het verdwijnen van furu vormden de garnalen de voornaamste nijlbaarsprooi.

Het massale voorkomen van garnalen in open water is indirect ook een gevolg van het uitzetten van de nijlbaars. De grote groep furu die voornamelijk organisch afval at op de bodem van het meer, maar een jonge garnaal niet zou laten passeren, werd door de nijlbaars uitgeroeid. Bovendien werden de furusoorten die gespecialiseerd waren in het eten van volwassen garnalen, weggevaagd. De predatie van garnalen verminderde sterk en een populatie-explosie volgde.[152]

Behalve garnaal eten de nijlbaarzen dagaa en komt kannibalisme op grote schaal voor.[153] Nijlbaarzen vergrijpen zich regelmatig aan jongere soortgenoten. Zelfs jonge nijlbaarzen van zes tot tien centimeter lengte zijn kannibalistisch en eten op grote schaal nijlbaarsjes van twee tot drie centimeter. Dit werd snel bekend onder de Tanzanianen en velen gruwden ervan. Ze wilden geen nijlbaars eten uit angst iets over te houden van het verteren van kannibalen.

Nog diezelfde avond kwam ik erachter dat behalve de garnaal ook de dagaa, het sardientje, sterk in aantal was toegenomen. De Mwanzagolf zag eruit als een stad bij nacht, een zee van lichtjes. De dagaa vinden een puntvormige lichtbron onweerstaanbaar en daarvan maken vissers gebruik door ze omstreeks nieuwe maan met lampen aan te trekken en vervolgens te vangen.

Ook de toename van het sardientje is een gevolg van de nijl-

baarsintroductie. De zoöplanktontende furu werden vrijwel uitgeroeid en de aantallen sardientjes namen toe.[154] Hoe dat komt, weet ik niet. De hoeveelheid zoöplankton zou kunnen zijn toegenomen, nu de zoöplanktonetende furu verdwenen zijn. Maar het is niet gezegd dat dit de verklaring is. Sardientjes hebben een andere voortplantingsstrategie dan furu. Ze kennen geen zorg voor het broedsel en de jongen zoals furu. Ze produceren een vrij groot aantal eieren per legsel, en besteden daar zodra ze zijn bevrucht geen verdere aandacht aan. In een onvoorspelbare omgeving zoals het ontregelde ecosysteem van het Victoriameer zou dat een gunstiger strategie kunnen zijn, dan het energievretende en tijdrovende uitbroeden van een klein aantal jongen die hoogstwaarschijnlijk sneuvelen voordat ze eraan toekomen zichzelf voort te planten.

Behalve nijlbaars, sardientje en garnaal had de vangst enkele nijltilapia's opgeleverd. Nijltilapia's werden net als de nijlbaars in de jaren vijftig geïntroduceerd. Ze verdrongen de inheemse tilapiasoorten.[144]

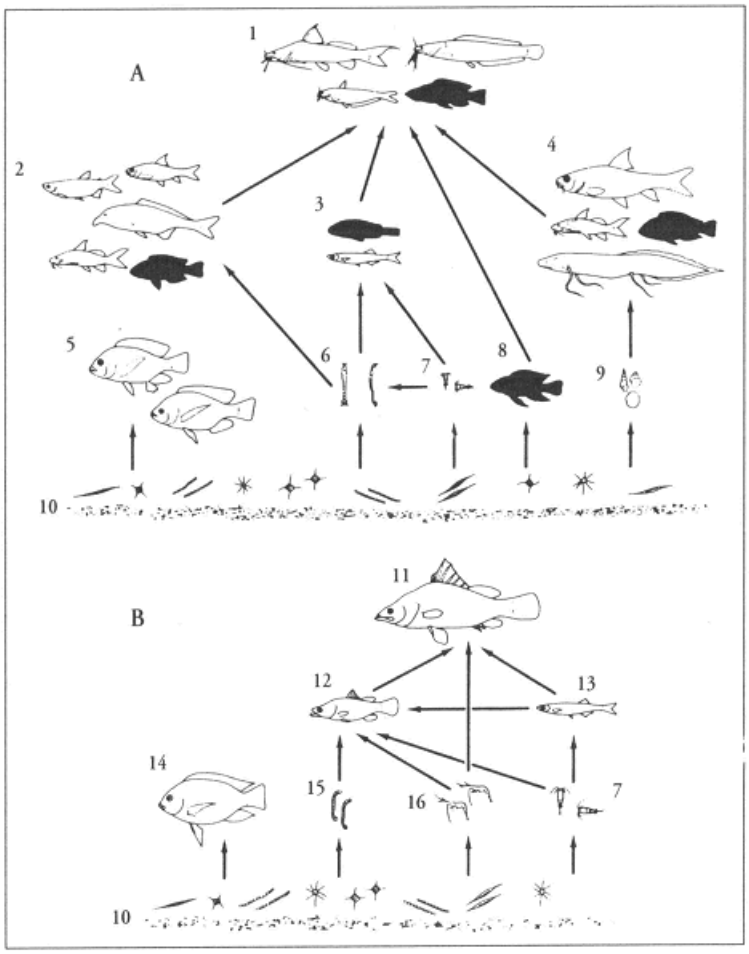
Nijlbaars, sardientje, garnaal en nijltilapia. Dat zijn de voornaamste pijlers van het verpauperde systeem. Het wordt me steeds duidelijker hoe het oorspronkelijke voedselnetwerk in elkaar is geklapt. Dit zijn de belangrijkste rolwisselingen die hebben plaatsgevonden:[155]

1) De nijlbaarzen bezetten de positie in het ecosysteem van de visetende furu en de meervallen die furu aten (Bagrus dokmac en Clarias gariepinus). Nota bene: voor meer dan honderd roofvissoorten is een enkele roofvis in de plaats gekomen.

2) De garnaal (Caridina nilotica) verving de massaal voorkomende afvaletende furu (ten minste dertien soorten).

3) De dagaa, het sardientje (Rastrineobola argentea), verving de meer dan twintig soorten zoöplanktonetende furu.

4) De nijltilapia (Oreochromis niloticus) verving de inheemse tilapia's (Oreochromis esculentus en variabilis).




*Vereenvoudigde schema's van het voedselnetwerk in de Mwanzagolf voor en na de explosieve toename van de nijlbaars (A. in de jaren zeventig, B. in 1989).*
*Alleen organismen die in het dieet van de meest voorkomende vissoorten voorkomen zijn afgebeeld. Furu zijn in zwart weergegeven. De nummers corresponderen met de volgende groepen: 1. viseters (meervallen en furu). 2. insekteneters. 3. zoöplanktoneters (dagaa, het sardientje en furu). 4. slakkeneters (waaronder de longvis en furu). 5. algeneters (inheemse tilapia's). 6. muggelarven. 7. zoöplankton. 8. modderhappers (organisch afval en fytoplanktonetende furu). 9. slakken en schelpen. 10. organisch afval en fytoplankton. 11. nijlbaars. 12. jonge nijlbaars. 13. dagaa, het sardientje. 14. nijltilapia. 15. muggelarven. 16. garnaal.*

Een belangrijke verandering in het ecosysteem bleef tot dusver ongenoemd: het verdwijnen van algengrazende vissen.

De rol van de afvaletende furu werd grotendeels, maar niet geheel, overgenomen door de garnaal. De afvaletende furu verlieten 's nachts de bodem en begraasden het fytoplankton. Maar de garnaal eet geen levend fytoplankton.

Bovendien was er een belangrijke groep pelagische algeneters. Drie soorten, die samen achttien procent van de biomassa van de furu vormden. Net als de afvaleters verdwenen de fytoplanktoneters en daarmee verloor het systeem de belangrijkste groep primaire consumenten. In het gewijzigde ecosysteem ontbreken gewervelde grazers, maar er zijn wel planktonische kreeftjes die fytoplankton eten.

De rol van de insektenetende furu werd niet of nauwelijks overgenomen door andere dieren. Dit zou de toename van muggen kunnen verklaren. Waarschijnlijk geldt iets dergelijks voor de slakken en tweekleppigen. Molluskeneters in het open water werden uitgeroeid, en de laatste jaren worden mollusken gevangen in reusachtige hoeveelheden.

De effecten van de introductie van de nijlbaars klateren als een waterval door het voedselnetwerk en zijn tot in de hoogste regionen van de voedselpiramide zichtbaar.[152] Zoals gezegd veranderden de ijsvogels (Ceryle rudis) van dieet, maar dat geldt ook voor verschillende aalscholversoorten en voor de otter (Lutra maculicollis). Vroeger aten de otters voornamelijk furu, tegenwoordig nijltilapia.

Beginnend bij de algen en het organische afval op de bodem van het meer liepen de belangrijkste voedselketens als volgt:[155]

- via algen en afvaletende furu naar visetende meervallen en visetende furu;
- via zoöplankton en insektelarven naar furu en sardientje;
- via insektelarven naar verschillend vissoorten;
- via mollusken naar verschillende vissoorten;
- direct van algen en afval naar tilapiasoorten.

In het nieuwe voedselnetwerk lopen de voornaamste voedselketens:

- via garnaal naar nijlbaars;
- via garnaal naar juveniele nijlbaars en zo langs kannibalistische weg verder naar grotere nijlbaars;
- via insektelarven naar juveniele nijlbaars en zo verder naar grotere nijlbaars;
- via zoöplankton naar sardientje en juveniele nijlbaars en zo verder naar grotere nijlbaars;
- direct van algen en afval naar de geïntroduceerde tilapia (Oreochromis niloticus).

In vergelijking met het oorspronkelijke systeem heeft een belangrijke verschuiving plaatsgevonden: van een visgemeenschap die voornamelijk bestond uit primaire consumenten (algen en afvaletende furu), naar een gemeenschap waarin de nijlbaars, een toppredator, domineert. De nijlbaars opereert voornamelijk als secundaire en tertiaire consument.

Dat het uitzetten van exotische soorten - en ook de visserij - ingrijpende gevolgen kan hebben voor de voedselketens in ecosystemen is lang bekend.[156] In de grote Noordamerikaanse meren, zoals het Michiganmeer, zijn de ecosystemen de afgelopen eeuw veranderd op een manier die sterk doet denken aan de recente veranderingen in het Victoriameer. Door overbevissing en het uitzetten van vissen werd het ecosysteem van het Michiganmeer geheel ontregeld. De grootste schade werd veroorzaakt door de zeeprik (Petromyzon marinus). In het meer kwamen endemische priksoorten voor, maar die bleven ook in volwassen toestand klein. De zeeprik wordt veel groter en had een vernietigende invloed op de *lake charr*-populatie (Salvelinus namac), die toch al onder druk stond door commerciële exploitatie.

Net als in het Victoriameer had het uitzetten van een exotische viseter verstrekkende gevolgen voor de structuur van het voedselnetwerk. De visserij stortte in. Er was manipulatie van het ecosysteem voor nodig om de invloed van de zeeprik in te tomen en een nieuw type visserij van de grond te krijgen. Door de aantallen van de zeeprik kunstmatig laag te houden kregen inheemse viseters de kans zich te herstellen.

Het voedselnetwerk wordt tegenwoordig geheel gedomineerd door soorten die werden uitgezet. Een voortdurend bijsturen van

het ecosysteem is nodig om een produktieve evenwichtstoestand te bewaren. Voor een dergelijke actieve manipulatie van het ecosysteem ontbreekt in de landen rondom het Victoriameer de benodigde infrastructuur. Het verwijderen van de nijlbaars uit het meer is al helemaal uitgesloten. De visserij van het Victoriameer is nog niet ingestort, maar dat gevaar dreigt wel. Het ecosysteem is verre van stabiel. Ecosystemen die door menselijk ingrijpen sterk vereenvoudigd zijn, blijven dikwijls maar korte tijd produktief. Als dat ook in het Victoriameer gebeurt, is het uitzetten van de nijlbaars het zoveelste voorbeeld van kortzichtig beleid. Tegen economisch perspectief op de korte termijn maken ethische of esthetische argumenten voor het behoud van een fauna geen enkele kans. Zeker niet in arme Afrikaanse landen, waar de bevolking er ternauwernood in slaagt te overleven. Natuurbeschermers worden gedwongen de waarde van een gebied uit te drukken in geld en als ze dat weigeren of niet kunnen, is een gebied ten dode opgeschreven.

## Eindnoten:

147 H.U. Reyer (1980). Flexible helper structure as an ecological adaptation in the pied kingfisher (*Ceryle rudis rudis* L.). *Behav.Ecol.Sociobiol.* 6:219-227.

148 F. Witte, T. Goldschmidt, J. Wanink (1995). Dynamics of the haplochromine cichlid fauna and other ecological changes in de Mwanza Gulf. In: T.J. Pitcher, P.J.B. Hart (eds.): *Impact of Species Changes on African Lakes*. Chapman & Hall, Londen, p. 83-110.

149 C.D.N. Barel, P. Dorit, G. Fryer, N. Hughes, P.B.N. Jackson, H. Kawanabe, R.H. Lowe-McConnell, M. Nagoshi, E. Trewavas, F. Witte, K. Yamaoka (1985). Destruction of fisheries in Africa's Lakes. *Nature* 315:19-20.

150 D.G. Meyers, J.R. Stricker (1984). *Trophic Interactions within Aquatic Ecosystems*. Westview Press, Colorado.

150 D.G. Meyers, J.R. Stricker (1984). *Trophic Interactions within Aquatic Ecosystems*. Westview Press, Colorado.

151 O.C. Mkumbo, W. Ligtvoet (1992). Changes in the diet of Nile perch, Lates niloticus (L.) in the Mwanza Gulf, Lake Victoria. *Hydrobiologia* 232:79-83.

152 T. Goldschmidt, F. Witte, J. Wanink (1993). Cascading effects of the introduced Nile perch on the detritivorous/phytoplanktivorous species in the sublittoral areas of Lake Victoria. *Conservation Biology* 7:686-700.

153 J. Ogari, S. Dadzie (1988). The food of Nile perch, Lates niloticus (L.), after the disappearance of the haplochromine cichlids in Nyanza Gulf of Lake Victoria (Kenya). *J.Fish.Biol.* 32:571-577.

154 J. Wanink (1991). Survival in a perturbed environment: the effects of Nile perch introduction on the zooplanktivorous fish community of Lake Victoria. In: O. Ravera (ed.): *Terrestrial and Aquatic Ecosystems: Perturbation and Recovery*. Ellis Horwood Ltd., Chicester, p. 269-275.

144 F. Witte, T. Goldschmidt, J. Wanink, M.J.P. van Oijen, P.C. Goudswaard, E.L.M. Witte-Maas, N. Boutton (1992). The destruction of an endemic species flock: quantitative data on the decline of the haplochromine cichlids of Lake Victoria. *Environ.Biol.Fish.* 34:1-28.

155 W. Ligtvoet, F. Witte (1991). Perturbation through predator introduction: effects on food web and fish yields in Lake Victoria (East Africa). In: O. Ravera (ed.): *Terrestial and Aquatic Ecosystems: Perturbation and Recovery*. Ellis Horwood Ltd., Chichester, p. 263-268.

152 T. Goldschmidt, F. Witte, J. Wanink (1993). Cascading effects of the introduced Nile perch on the detritivorous/phytoplanktivorous species in the sublittoral areas of Lake Victoria. *Conservation Biology* 7:686-700.

155 W. Ligtvoet, F. Witte (1991). Perturbation through predator introduction: effects on food web and fish yields in Lake Victoria (East Africa). In: O. Ravera (ed.): *Terrestial and Aquatic Ecosystems: Perturbation and Recovery*. Ellis Horwood Ltd., Chichester, p. 263-268.

156 S.R. Carpenter, J.F. Kitchell, J.R. Hodgson (1985). Cascading trophic interactions and lake productivity. *Bioscience* 35:634-639.

# 10 Het orakel

## Jinja, Oeganda, 1992

Weer die reis. Rondhangen, wachten op aansluiting. In een kille wachtruimte op het vliegveld van Nairobi heeft een klein Afrikaans gezelschap een feestje. Op het grijze linoleum staat een gettoblaster hard aan. De stem van M'Bilia Bel. Hoog en hees. Twee jonge mannen en een vrouw met een kind op de arm zijn geanimeerd aan het dansen. De lucht wordt helgeel, vlammende strepen in de kleuren van het wijde hemd van een van de dansers. Af en toe staat hij even in brand.

Een stroom reizigers komt de wachtruimte binnen. Ze lopen dicht op elkaar. In stevig tempo passeren ze het dansende gezelschap en verlaten de wachtruimte weer aan de andere zijde op weg naar hun bagage.

Het duurt nog zeker een uur voordat de vlucht naar Entebbe vertrekt. Ik haal enkele artikelen over het Victoriameer uit mijn tas en begin te lezen. De afgelopen decennia is de hoeveelheid blauwalgen sterk toegenomen.[157] Door het inspoelen van voedingszouten tengevolge van ontbossing en misschien ook door zure regen is het meer voedselrijker voor algen geworden. Eindeloze velden blauwalgen bedekken het wateroppervlak. Afstervende algen zinken naar beneden en worden afgebroken door bacteriën, zuurstofverbruikende bacteriën. Tegenwoordig is vijftig tot zeventig procent van het meer het gehele jaar door zuurstofloos.[158] Vroeger ontstond er een zuurstofarme onderlaag in diep water als het lange tijd weinig waaide, maar de scheiding verdween zodra de wind het water mengde.[159] Punt van discussie is of de toename van

de blauwalgen mede het gevolg is van het verdwijnen van algengrazende vissen uit het ecosysteem. Een indirect effect van het uitzetten van de nijlbaars, die de algengrazers uitroeide. Want het zou ook zo kunnen zijn dat de eutrofiëring van het meer zich zonder nijlbaars op precies dezelfde manier zou hebben voltrokken. Nu opletten dat ik mijn vlucht niet mis. De meeste reizigers zijn al op weg naar het vliegtuig.

Van Entebbe in een busje naar Jinja. Een lange rit over stoffige wegen. Savanne, huisjes met daken van golfplaat, koeien op de weg. Het schaduwbeeld van een arend in scherp licht. Afgezet bij hotel Nijlzicht, een gebouw met roze-gestucte muren, dat nog stamt uit de koloniale tijd. Het ligt boven op een heuvel. Ontvangst door enkele Oegandese biologen. Ik geef mijn bagage af en loop de overdadig begroeide tuin in. Tientallen kleuren groen, tientallen bladvormen. Zonnevogels met koppen zo rood alsof ze net in een pot verf zijn gedoopt. Een droog ritmisch tikken en een preutse reutel in een heg. Onthecht klokken hoog in een boom en een heftig sissen in een struik, gevolgd door een verlossend duet. Vogelgeluiden, onmiskenbaar tropisch.

Met mijn handen omhoog hang ik tegen het gaas van het metershoge hek dat de tuin omgeeft. In de diepte stroomt de Witte Nijl, die niet ver hiervandaan uit zijn bron, het Victoriameer, ontspringt. Zag Speke het meer voor het eerst in 1857 of 1858? Zijn reisgenoot Burton was in Kazeh, het tegenwoordige Tabora, achtergebleven. Een centrum van slavenhandel. Nog altijd te zien aan de oude mangobomen langs de wegen die erheen leiden. Gegroeid uit mangopitten die slaven op doortocht achterlieten. Burton was sceptisch geweest toen Speke hem vertelde dat hij de bron van de Nijl had gezien. Een geweldige plens water. Dat moest hem wel zijn. Te weinig bewijs, vond Burton, want de plaats waar de Nijl uit het meer te voorschijn kwam, had Speke niet gevonden. Nee, hij stond aan de verkeerde kant, in de buurt van Mwanza.

Was het inmiddels zeventien jaar geleden dat de antireizigers Barel en Anker enkele kilometers hiervandaan zaten te mopperen? Steeds herhalend dat ze in Afrika niets te zoeken hadden, behalve die bedreigde furu met hun onweerstaanbare koppen. Ruim tien jaar geleden vertrok ikzelf naar Mwanza in de verwachting dat het verruimend zou zijn enige tijd te vertoeven in een onverstoord tro-

pisch ecosysteem. In die periode was het systeem razendsnel veranderd en waren er in en rondom het meer nieuwe wetten ontstaan.

Aan de overkant van de brede rivier liggen glooiende heuvels zonder bebouwing. Ik steek mijn neus door het gaas heen, zo diep mogelijk in Afrika. Achter me het geroezemoes van de congresgangers: natuurbeschermers, ecologen, limnologen, economen. Bijeengekomen om te spreken over de toekomst van het meer.

Hoe kunnen politici worden overtuigd van het belang van natuurbescherming als dat geen geld oplevert? De commerciële visserij beleeft een bloeiperiode. Er wordt veel geld verdiend, deels in buitenlandse valuta, waaraan de landen rondom het meer een schrijnend tekort hebben. Zolang dat zo blijft, heeft het uitzetten van de nijlbaars ten minste het effect gehad waarop de technologen hoopten, al is dat ten koste van de inheemse fauna gegaan. Maar blijven de opbrengsten wel zo hoog?

Wat valt er nog te redden van de oorspronkelijke fauna?[160] Veel, zonder twijfel. In kweekvijvers rondom het meer wachten inheemse tilapia's, olifantssnuitvissen, meervallen en andere soorten op het moment dat ze weer terug kunnen. Maar wat is daar voor nodig? Moeten er reservaten komen, waarin de dieren beschermd worden tegen nijlbaars en visserij? Wat is minder kwetsbaar: een enkel groot reservaat of een aantal kleine?[161] Heeft het wel zin furu in het Westen in gevangenschap te kweken? Hoeveel soorten en met welk oogmerk? Om ze als levende fossielen tot in lengte van dagen te bewaren in dierentuinen? Hoe reëel is de kans ze ooit weer los te laten in het meer of in kleine meertjes hier in de buurt? Wie mag er in de ark en wie laten we uitsterven? Wat een vak.[162]

Tijd om te wennen aan Afrika is er niet. Lang voordat ik zal beseffen waar ik ben, is de bijeenkomst afgelopen en zit ik weer in de lucht. Merkwaardig dat er niet eens een halve dag is uitgetrokken om te kijken hoe het meer erbij ligt. Baaien die zijn dichtgegroeid met waterlelies en waterhyacinten, bevolkt door reigers, jaçana's, nijlvaranen en pythons. Ik ken deze schijnparadijzen alleen van horen zeggen, maar er is geen tijd om ze te bekijken. Praten en rapporten schrijven. Dat is onze opdracht. Puinruimen, snel en goedkoop.

Ik sta te tollen op mijn benen na de reis die 36 uur heeft geduurd

en aarzel me te storten in de menigte. Het *zwangloses Treffen*, verplicht onderdeel van elke wetenschappelijke bijeenkomst, is in volle gang. Kon ik eerst maar een paar uur slapen. Er wordt op mijn schouders getikt.

'Wat jij over die algengrazers zegt. Dat artikel... I could not get much out of it... Oh, I am sorry.' De man die me heeft aangesproken, steekt zijn hand uit. 'Do you remember me?... The Bujumbura meeting. Hi...'

Ik buig voorover om mijn veter vast te maken en kijk naar het naambordje dat is vastgespeld op het jasje van mijn rondborstige collega: Nizar Nyaskebo.

'Nizar! Ik herken je nu pas.'

Het circus is begonnen. Staan daar aan de andere kant van de tuin de onderduikers niet? Zou Melle er al zijn? Ik heb hem in geen jaren gezien.

'Al was de nijlbaars met een eerbiedige boog om elke algeneter die hij ontmoette, heen gezwommen,' ratelt Nizar, 'dan nog zou de hoeveelheid algen sterk zijn toegenomen.'

De eutrofiëring van het meer was al aan de gang voor het begin van het nijlbaarstijdperk. Door inspoelen van nitraten en fosfaten. Door zure regen en misschien verandering van het klimaat. Daardoor ontstaan velden van blauwalgen aan het wateroppervlak.[163]

Een jonge vrouw zonder naambordje wringt zich door de menigte. Ze draagt een glanzende donkergele jurk die tot haar enkels reikt, en beweegt zich zwierig in de richting van een barbecue waarmee een kok in de weer is. Ze ziet dat ik kijk en komt even later naar me toe. 'I stay in room 17,' fluistert ze terwijl ze mijn schouder aantikt, 'ik zal erg mijn best doen. Tot straks.' Heen en weer deinend verdwijnt ze weer uit beeld, verzwolgen door een zee van blauwe colbertjes.

Nizar buigt naar me toe en zegt: 'This lady is prepared to do anything that is allowed between man and woman.' Hij schiet in de lach en drukt zijn wijsvinger tegen mijn borstbeen. 'A man needs a woman, it is as simple as that. Kijk niet zo benauwd. *Unaogopa*, ben je soms bang? Sometimes I just think that sex is more integrated in our society than in Britain.' Nizar draait zich om en zegt: 'Daar loopt nog een mooie, maar misschien ligt het meer op jouw weg om de laatste goudvis te redden?'

Kishamawe en Maembe slenteren naar ons toe. Waterhyacinten en zuurstof. Daaraan werken zij. Ik ken ze van andere bijeenkomsten. Ze houden een glas in de ene hand, een bierfles in de andere.

'Het meer is een herinnering,' zegt Maembe.

'Kishamawe,' zegt Nizar, 'wanneer dreef de eerste waterhyacint het Victoriameer op?'

'In 1990, via de Kagerarivier. Ze hebben zich razendsnel langs de oevers verspreid. Ze verstikken de baaien.'[164]

Ik luister maar half en kijk of ik Melle zie tussen een groep congresgangers die de tuin inloopt.

'Over een eeuw is het meer een stinkend moeras. Zoals het ooit begonnen is.'

'Misschien loopt het wel heel anders,' opper ik.

'Oh, ja?' zegt Maembe. 'Heb jij het meer al geroken bij massale vissterfte? Duizenden rottende nijlbaarzen drijvend aan het wateroppervlak. Dat is de laatste jaren herhaaldelijk gezien.[165] Gestikt, overrompeld door een reusachtige bel zuurstofloos water die uit diep water naar boven werd gestuwd.'

'Misschien gebeurde dat in het onverstoorde systeem af en toe ook?'

Maar Maembe hoort me niet. 'Als zo'n bel water op een dag de oeverzone in wordt geblazen, sterven daar de laatste honderd furusoorten ook nog uit. In één klap.'

Ik word draaierig. De bittere smaak van kininepillen. Ik excuseer me, pers mijn lippen op elkaar en verdwijn naar de wc. Tien jaar geleden kwam ik kotsend in Afrika aan en nu, nauwelijks geland, sta ik weer over te geven. Uitgeteld ga ik naar mijn kamer en plof op het bed: 'Alles wat tussen man en vrouw geoorloofd is.' Ik word op de been gehouden door een enkele zin.

Als ik de volgende morgen wakker word, is het vierde uur van de dag ingegaan. De eetzaal is leeg, het ontbijt lang voorbij. De openingsrede van de minister is gelukkig achter de rug. Een van de organisatoren houdt nu zijn lezing. Op het diascherm de projectie van een tabel: honderden net niet leesbare getallen. Achter in de schemerige zaal zit Melle. Ik loop naar hem toe en leg mijn hand op zijn rug.

'Net aangekomen?' fluister ik.

‘Gisteravond.’

Ik schuif naast hem aan tafel.

Melle knikt naar de spreker achter het houten spreekgestoelte en zegt: ‘Hij zei net, vlak voordat je binnenkwam, dat het uitsterven van de furuzwerm de eerste massa-extinctie is die door mensen bewust is gezien, gevoeld en geregistreerd.’

Melle schrijft de woorden ‘gezien’, ‘gevoeld’ en ‘geregistreerd’ op een blaadje, omcirkelt ze en schuift het papier in mijn richting.[146]

Het dringt niet tot me door. Ik heb mezelf tot taak gesteld zo helder mogelijk een onleesbaar getal te tekenen. Af en toe maak ik een aantekening ter herinnering aan een lezing: 1 planeet, 1 experiment (met dank aan E.O. Wilson) / stik... stof... stik / het orakel heeft gesproken.

Het orakel? Om twaalf uur precies zegt de voorzitter een onverstaanbare naam, ter aankondiging van de volgende spreker. Een mager mannetje met grijs haar loopt naar voren. Hij probeert tevergeefs een dia te projecteren. De projector klikt, de dia blijft steken. Te dik. Zich verontschuldigend buigt hij naar de zaal en verdwijnt geheel achter het spreekgestoelte. Er komen rommelende geluiden vandaan.

‘Is hij soms van die Japanse groep?’

‘Weet ik niet. Ik zie hem hier niet bij staan,’ zegt Melle, wijzend naar de deelnemerslijst.

De voorzitter zet een cassetterecorder op het spreekgestoelte. Het mannetje is altijd nog onzichtbaar totdat boven de recorder een hand met gestrekte wijsvinger verschijnt. Doodse stilte in de zaal. De vinger daalt neer. Klik. Tzjak. Het geronk van de motor van de recorder. Geruis dat enige tijd aanhoudt totdat er iemand begint te spreken. Een lage vrouwenstem. Ze begint langzaam, betoogt gaandeweg opzwepender in een mij onbekende taal. Af en toe pauzeert de stem, ademt zwaar in een zee van geruis, om dan weer gedreven voort te gaan. Dit is geen lezen meer, maar bezweren. De motor steunt en ronkt alsof hij het elk moment kan begeven. Zou het voltage te laag zijn? Sprak de Japanse een Engelse tekst in? De voorzitter loopt naar het apparaat en zet het geluid harder. Het helpt niet. Hij draait het volume weer terug in de oude stand. Na elf minuten legt de voorzitter een witte bloem op

de cassetterecorder. De vrouwenstem praat in extase verder, nog altijd even onverstaanbaar. Drie minuten later legt de voorzitter opnieuw een bloem op de recorder. Nu valt de stem weg, het geruis wordt niet meer overstemd. De hand verschijnt boven de recorder, de wijsvinger strekt zich en daalt neer. Klik. Tzjak. De man komt te voorschijn van achter het spreekgestoelte en buigt diep voor de zaal. Dan zegt hij met lange tussenpozen drie woorden: ‘No... questions... please,’ buigt nogmaals en verdwijnt in het schemerduister.

De volgende avond slenter ik murw geworden door tientallen lezingen door de gangen van het hotel. Ik wil weg. Maar Jinja schijnt 's nachts onveilig te zijn en bovendien is er niets te doen. In de bar zitten congresgangers die nog altijd verderpraten alsof er iets verschrikkelijks zou gebeuren als ze daarmee ophielden. Aan de tafels van de eetzaal wordt gepraat. In de gangen staan groepjes pratenden. Ik wil geen woord meer horen en niets meer zeggen. Ik ben rijp voor kamer 17. Nog maar naar één ding benieuwd. Aan de bar drink ik een kop koffie en loop dan de trap op en over de galerij naar kamer 17. Niet te vinden. Wel 17A, 17B en 17C, maar geen kamer 17. Aan het einde van de gang keer ik om en leg dezelfde weg af in tegenovergestelde richting. Ik slenter de tuin in. Het bovenste deel van de kamerdeuren is van hier af te zien. In mijn linkerbroekzak tel ik drie vacuüm gezogen beschermengelen. Nu gaan. Ik keer terug en klop aan bij kamer 17A. De deur zit niet op slot en wordt opengedaan.

‘Oh. Nee. Sorry. Ik ben verkeerd,’ zeg ik.

In de deuropening staat het mannetje van de orakelende vrouwenstem. Hij grinnikt en buigt. Hij wil dat ik binnenkom. In zijn kamer brandt geen licht. Op een witte muur is een dia geprojecteerd. Het mannetje wijst naar de dia en zegt: ‘Furu.’ Hij sluit de deur van de kamer.

Ik ga met tegenzin op de grond zitten, mijn rug tegen de rand van het bed en probeer me te concentreren. Onmiskenbaar furu, hij heeft gelijk. Furu uit het Victoriameer. Maar ik ken deze soort niet. Vreemd. Duizendmaal gezien en toch nieuw. Een sterk gevoel van herkenning en tegelijkertijd van verrassing. Droom ik niet?

‘Nooit gezien,’ zeg ik, terwijl ik mijn schouders optrek.

De man grinnikt en toont de volgende dia. Weer dat vreemde gevoel van herkenning zonder er een naam bij te weten.

Bij elke nieuwe projectie knikt het mannetje in de richting van het beeld en zodra ik zeg deze furusoort nooit eerder te hebben gezien, begint hij te grinniken. Heb ik deze dieren misschien wel gekend, maar ben ik dat vergeten? Ik raak in verwarring.

Volgende projectie: 'Maar dat is... uit de Mwanzagolf!' Ik schiet overeind en wijs ten overvloede naar het lichtbeeld op de muur.

Het mannetje pakt een papiertje en schrijft: 'I catch these furu in Mwanzagulf.'

'Is dat wat u ons gistermorgen duidelijk wilde maken?' vraag ik.

De man beaamt het heftig knikkend. Hij slist, klokt en gorgelt. Even is het stil alsof hij al zijn krachten verzamelt en dan zegt hij: 'Furu come back.'

De nooit eerder geobserveerde furusoorten in de Mwanzagolf zouden dat gebied binnengetrokken kunnen zijn vanuit het open water, maar erg waarschijnlijk is dat niet. Dan zouden we ze op een van de vele tochten buiten de Mwanzagolf weleens tegen zijn gekomen. Ook zijn het geen rivierbewoners. De waarschijnlijkste verklaring is op dit moment dat individuen van verschillende soorten met elkaar bastaardeerden.[148] Een mannetje en een vrouwtje van verschillende furusoorten kunnen vruchtbare nakomelingen krijgen doordat de genetische verwantschap tussen deze soorten zo sterk is.[57] Op deze manier kunnen er in principe ook nieuwe soorten ontstaan, mits de hybride nakomelingen niet terugkruisen met de oudersoorten.[57] Welke oplossingen de onbekende vormen hebben gevonden om aan de nijlbaars te ontsnappen, weet niemand nog. Ook de toekomst van het ecosysteem is niet te voorspellen, maar het is niet uitgesloten dat er op den duur een nieuwe furuzwerm zal ontstaan. Een nieuwe waaier van vormen die tegen de nijlbaars bestand is.

## Eindnoten:

157 P.B.O. Ochumba, D.I. Kibaara (1989). Observations on the blue-green algal blooms in the open waters of Lake Victoria, Kenya. *Afr.J.Ecol.* 27:23-34.

158 L.S. Kaufman (1992). Catastrophic change in a species-rich freshwater ecosystem: the lessons of Lake Victoria. *Bioscience* 42:846-858.

159 J.F. Talling (1966). The annual cycle of stratification and phytoplankton growth in Lake Victoria, East Africa. *Int.Rev.Gesamt.Hydrobiol.* 51:545-621.

160 L. Kaufman, P.B.O. Ochumba (1993). Evolutionary and conservation biology of cichlid fishes as revealed by faunal remnants in northern Lake Victoria. *Conservation Biology* 7:719-729.

161 A. Cohen (1992). Criteria for developing underwater reserves in Lake Tanganyika. SIL. *Mitteilungen* 23:109-116.

162 C. Andrews (1992). The role of zoos and aquaria in the conservation of the fishes from Africa's Great Lakes. *Mitt.Int.Verein.Limnol.* 23:117-120.

163 R.E. Hecky (1993). The eutrophication of Lake Victoria. *Verh.Internat.Verein.Limnol.* 25:39-48.

164 T. Twongo (1993). The spread of water hyacinth on Lakes Victoria and Kyoga and some implications for aquatic biodiversity and fisheries. *People, Fisheries, Biodiversity and the Future of Lake Victoria* 93-3:42.

165 P.B.O. Ochumba (1987). Periodic massive fish kills in the Kenyan part of Lake Victoria. *Water Qual.Bull.* 12:119-122.

146 L. Kaufman (1993). Why the ark is sinking. In: L. Kaufman, K. Mallory (eds.): *The Last Extinction*. MIT Press, Cambridge, p. 1-41.

148 F. Witte, T. Goldschmidt, J. Wanink (1995). Dynamics of the haplochromine cichlid fauna and other ecological changes in de Mwanza Gulf. In: T.J. Pitcher, P.J.B. Hart (eds.): *Impact of Species Changes on African Lakes*. Chapman & Hall, Londen, p. 83-110.

57 M.D. Crapon de Caprona, B. Fritzsch (1984). Interspecific fertile hybrids of haplochromine Cichlidae (Teleostei) and their possible importance for speciation. *Neth. J. Zool.* 34:503-538.

57 M.D. Crapon de Caprona, B. Fritzsch (1984). Interspecific fertile hybrids of haplochromine Cichlidae (Teleostei) and their possible importance for speciation. *Neth. J. Zool.* 34:503-538.

## Nawoord

Lang voordat ik het plan opvatte om dit boek zelf te schrijven, vroeg ik me af waarom het niet verscheen. Ik zag duidelijk een boek over de fauna van het Victoriameer voor me en kon me niet voorstellen dat er geen non-fictieschrijvers waren die niet al bezig waren het te schrijven. Na enkele jaren wachten was het boek er nog steeds niet, maar mijn verlangen om het te lezen was niet verdwenen. Toen ben ik zelf maar begonnen. Ik wilde wetenschappelijke en verhalende gedeelten afwisselen. Biologen die samen met me in Tanzania hebben gewerkt zouden zich kunnen afvragen waarom ik wel heb gestreefd naar feitelijke juistheid van de wetenschappelijke gedeelten, maar me daaraan niet gebonden voelde in de verhalende passages. Het antwoord is dat ik geen enkel verlangen had een chronologisch verslag van andere dan wetenschappelijke feiten te geven. Namen van personen en instituten heb ik soms veranderd, op andere plaatsen heb ik ze laten staan.

Veel collega's en vrienden hebben een bijdrage aan dit boek geleverd. Ik wil hen allen zeer bedanken. Slechts enkelen van hen kan ik hier met name noemen: Arthur van Leeuwen en Marieke van Oostrom hebben het manuscript in verschillende stadia gelezen met een onvermoeibaar enthousiasme. Hun suggesties en verbeteringen waren essentieel. Maarten Helle heeft een groot aantal versies van het manuscript gecorrigeerd en steeds voorzien van waardevol commentaar. Ik ben hem erg dankbaar. Ook heb ik veel te danken aan: Frans Witte, Cees Barel, Kevin Makonda, Jaap de Visser, Monica Soeting, Anne-Mieke Eggenkamp, Kate Simms, Michiel van der Klis, Finette van der Heide, C.J.M. van Herwaarden, Ole Seehausen, Theo Bakker, Piet Sevenster, Irvin Kornfield, Jacques van Alphen, P. Dullemeijer, K. Bakker, Leslie Kaufman, G. Fryer, R. Ogutu-Owhayo, Jan Wanink en Kees Goudswaard. Zonder de hulp en het enthousiasme van de Tanzaniaanse vissers en de biologen van TAFIRI, het Tanzaniaanse Fisheries en Research Institute te Nyegezi zou ik nooit zo lang in Oost-Afrika zijn gebleven. Vanzelfsprekend ben ik voor de inhoud van dit boek alleen zelf verantwoordelijk.

## Bij de zesde druk

Sinds de verschijning van dit boek in het najaar van 1994 is het beeld dat we hebben van de evolutie van furu vollediger geworden. Het vermoeden dat de evolutie van deze visjes zich in verbazingwekkend snel tempo afspeelt, is bevestigd door de vondst dat het Victoriameer 12,5 duizend jaar geleden opgedroogd was. Bodemmonsters met sediment van die ouderdom en genomen op de diepste plaatsen in het meer, bevatten stuifmeel en zaden van landplanten. Dit betekent dat al die honderden soorten - de laatste schatting is dat het er meer dan vijfhonderd zijn geweest - misschien zijn ontstaan in minder dan 12,5 duizend jaar. Daarmee zou het tempo waarin deze visjes nieuwe soorten vormen het hoogste zijn dat ooit voor gewervelde dieren werd gevonden.

Ook werden aanwijzingen gevonden dat het meer in deze periode van 12,5 duizend jaar in afmetingen varieerde, maar desondanks een ongefragmenteerd bassin is gebleven. Als dat waar is, heeft de explosieve soortvorming zich voltrokken zonder het bestaan van geografische barrières die voor alle visjes onoverkomelijk zijn. Geen soortvorming volgens het klassieke model van allopatrische speciatie, waarbij in randmeertjes nieuwe soorten ontstaan die dan vervolgens bij een stijging van het waterpeil hun weg vinden naar het grote meer, maar soortvorming die zich binnen een en hetzelfde bassin voltrekt.

Wallace Dominey heeft in 1984 het vermoeden geuit dat seksuele selectie van mannetjes door vrouwtjes een sleutelrol heeft gespeeld bij het ontstaan van nieuwe cichlidensoorten (73). Ik heb altijd het gevoel gehad dat hij gelijk had. Soortvorming door seksuele selectie kan zich snel voltrekken wanneer de mannetjes van een bepaalde soort voorkomen in twee of meerdere kleurvormen. Vrouwtjes zouden een voorkeur kunnen ontwikkelen voor een van deze kleurvormen. Op den duur kunnen er verschillende categorieën vrouwtjes ontstaan, elk met een voorkeur voor mannetjes van een bepaalde kleurvorm. Wordt deze voorkeur absoluut, dan vormen de mannetjes van elke kleurvorm, samen met de vrouwtjes die voor deze mannetjes een uitgesproken voorkeur vertonen, een nieuwe soort.

Soorten met verschillende kleurvormen hebben mijn voorgangers en ook ikzelf indertijd weinig gevonden en daarom raakte ik geobsedeerd door de eivlekhypothese die explosieve soortvorming mogelijk ook kan verklaren. Alle seksueel actieve mannetjes van deze muilbroedende visjes dragen op hun aarsvin afbeeldingen van eieren. Deze afbeeldingen moeten wel zijn ontstaan doordat vrouwtjes, van generatie op generatie, partners kozen met eivlekken die overeenkomst vertoonden met hun eigen eieren. Zo ontstonden, door toedoen van de kieskeurigheid van vrouwtjes, tweedimensionale nepeieren op de aarsvin van mannetjes. Vrouwtjes van een soort produceren soms kleine eieren in de ene baai, terwijl vrouwtjes van

diezelfde soort in een andere baai grote eieren maken. Ik had het idee dat de eivlekken van honkvaste mannetjes in die verschillende baaien de grootte van de eieren van de vrouwtjes op de voet zou volgen. Tenminste als vrouwtjes steeds de mannetjes selecteren met nepeieren die het best lijken op de echte eieren. Bij sommige soorten bereikt de mimicry van de eieren een hoge graad van perfectie: vorm, afmetingen en zelfs de kleur van de eieren zijn met een onwaarschijnlijke graad van nauwkeurigheid afgebeeld op de aarsvin van de mannetjes. In deze gevallen zouden lokale verschillen in de eivlekkenmerken van de mannetjes als *trigger* van soortvorming kunnen werken. Nadat mannetjes uit verschillende baaien in eivlekkenmerken zijn gaan verschillen, zouden andere kenmerken, bijvoorbeeld in het kleurpatroon of gedrag van seksueel actieve mannetjes, kunnen volgen.

Soortvorming langs deze weg zou zich inderdaad kunnen hebben voltrokken, maar vermoedelijk niet in het merendeel van de gevallen. Want dan had ik, bij vergelijking van veel soorten, een rechtlijnig verband moeten vinden tussen de grootte van de eieren en de grootte van de eivlekken. Ik vond iets anders: soorten in troebel water hadden eivlekken die veel groter waren dan de eieren van de vrouwtjes. Soorten uit helder water daarentegen bezaten vlekken die kleiner waren dan de eieren. Het zag ernaar uit dat het uiterlijk van een eivlek een compromis was tussen aantrekkelijk zijn voor vrouwelijke soortgenoten en niet te opvallend zijn voor visetende vogels en otters (81). De hypothese van explosieve soortvorming door divergentie in eivlekkenmerken ging niet algemeen op, al zouden er af en toe soorten op deze manier ontstaan kunnen zijn. Ik besloot dat er niets gaat boven een poëtische waarheid en verliet de wetenschap. Dat deed Seehausen, een van mijn opvolgers, niet. Hij kwam een mechanisme op het spoor dat de soortrijkdom van rotsbewonende furu en misschien zelfs van visjes uit andere leefgebieden zou kunnen verklaren.

De rotsbewoners waarnaar hij als eerste intensief keek zijn gebonden aan stukken kust die uit rotspartijen bestaan, of ze komen voor bij een van de vele rotseilanden in het meer. Vrouwtjes van deze visjes herkennen mannetjes van hun eigen soort aan het kleurpatroon dat kenmerkend is voor de soort. Bij de rotsen komen sympatrisch levende tweelingsoorten voor, waarvan de mannetjes gekenmerkt worden door kleuren die aan beide uiteinden van het kleurspectrum liggen. Herhaaldelijk werden er tweelingsoorten gevonden met een lichaamskleur die overwegend blauw, of overwegend rood was. Dezelfde dichotomie in kleur die bij tweelingsoorten werd gevonden, komt bij deze rotsbewoners ook binnen eenzelfde soort voor. Voor een van hen, Haplochromis nyererei, is nu experimenteel aangetoond dat vrouwtjes een voorkeur vertonen voor mannetjes van een van beide kleurvormen. Langs deze weg kunnen in principe snel en herhaaldelijk nieuwe soorten ontstaan.

Ik schreef (p.162): ‘Wanneer de vrouwtjes in twee populaties van een

soort niet dezelfde voorkeur hebben voor het aanzien van de secundaire geslachtskenmerken van hun partners, zouden de mannetjes er op den duur in elk van die populaties anders uit kunnen gaan zien. Na een paarse start zouden de mannetjes in het ene gebied blauw kunnen worden, in het andere gebied rood. Tengevolge van deze divergentie in ornamentatie zouden de populaties reproductief geïsoleerd kunnen raken (...) Vrouwtjeskeuze zou dus van groot belang kunnen zijn voor het ontstaan van nieuwe soorten, mogelijk ook van furusoorten.'

Dat laatste is nu nog waarschijnlijker geworden en er is niet eens 'een paarse start' voor nodig en evenmin is het bestaan van verschillende populaties voorwaarde. Sympatrisch levende kleurvormen binnen een soort kunnen zich op den duur ontwikkelen tot nieuwe soorten, waarmee niet is gezegd dat dit soortvormingsmechanisme de afgelopen 12,5 duizend jaar ook het enige werkzame zou zijn geweest.

Sinds de jaren twintig is de troebelheid in het Victoriameer sterk toegenomen. Dit heeft grote gevolgen voor de zichtbaarheid van de kleuren van de mannetjes en dus ook voor de mogelijkheden voor vrouwtjes om hun partners daarop uit te kiezen. Hoe transparanter het water is en hoe meer kleuren tot de baltsplaatsen doordringen, des te groter is het aantal nauwverwante soorten dat in een rotshabitat wordt aangetroffen. Ook worden op die heldere plekken, vaker dan in troebel water, soorten gevonden met meer dan één kleurvorm. In dit boek werd beschreven hoe honderden soorten furu door toedoen van de nijlbaars uitstierven. De recente inventarisatie van de rotsbewonende soorten is hoopgevend, want er bleken in dit leefgebied nog zeker tweehonderd soorten over te zijn. Ditmaal vormt niet de nijlbaars een bedreiging voor deze soorten, maar de toenemende troebelheid. In troebel water kunnen vrouwtjes de kleuren van de mannetjes minder goed, of helemaal niet meer onderscheiden en zo verdwijnen de kleurverschillen die door seksuele selectie teweeg werden gebracht en in stand gehouden. Het gevolg is dat individuen van verschillende soorten bastaarderen. Uit kruising van individuen van verschillende furusoorten kunnen, onder zeer bepaalde omstandigheden, nieuwe soorten ontstaan, maar er is een grotere kans dat het bij de rotsen net andersom zal gaan. Steeds meer soorten zullen verdwijnen wanneer vrouwtjes hun eigen mannetjes, in het donker, niet meer kunnen herkennen. Hoopgevend is dat er vermoedelijk weer nieuwe soorten zullen ontstaan wanneer op een dag het water weer helderder zou worden.

T.C. Johnson et.al., 1996. *Science* 273, 1091-1093.

Ole Seehausen, Jacques van Alphen & Frans Witte, 1997. 'Aquatic Light Spectra Predict Diversity of Cichlid Fishes in Lake Victoria'. *Science* (ter perse).

## Woordenlijst

adaptatie of aanpassing Wijziging van vorm, fysiologie of gedrag die in de loop van de evolutie is ontstaan door natuurlijke selectie en die het organisme efficiënter maakt in het verbreiden van zijn genen. Ook de gewijzigde vorm, fysiologische eigenschap of gedraging heet een aanpassing.

adaptieve radiatie Het uitwaaieren en vertakken van organische vorm in vele adaptieve specialisatierichtingen, uitgaande van een enkele stamvorm. Bekende oude radiaties zijn de buideldieren van Australië en de halfapen van Madagaskar. Voorbeelden van jonge radiaties zijn de cichlidenzwermen uit de Oostafrikaanse meren, de darwinvinken, de honingkruipers van Hawaï en de kreeftachtigen uit het Baikalmeer. Juist deze jonge radiaties zijn van belang voor evolutiebiologen, omdat verwantschapsrelaties en dus ook de evolutie van vorm, fysiologie en gedrag dikwijls nog gereconstrueerd kunnen worden.

adenine Purine-base, onderdeel van het nucleïnezuur adenosine, een van de vier bouwstenen van DNA.

allopatrie Het voorkomen van dieren of planten in geografisch gescheiden gebieden (versus sympatrie: voorkomen in hetzelfde gebied).

allopatrische soortvorming Het ontstaan van nieuwe soorten nadat een soort opgesplitst raakte in twee of meer geografisch geïsoleerde populaties.

aminozuur Bouwsteen van eiwitten. In de natuur komen twintig aminozuren voor als bestanddelen van eiwitten.

anemie Bloedarmoede, tekort aan rode bloedkleurstof (hemoglobine, zie aldaar).

automimicry Letterlijk: zelfnabootsing. Een voorbeeld zijn de nepeieren op de aarsvin van de mannelijke furu.

biologische species Een populatie of groep populaties van individuen die met elkaar kruisen. Per definitie niet kruisend met individuen van andere soorten.

celkern Onderdeel van plantaardige of dierlijke cel. In de kern bevinden zich de chromosomen (voornamelijk bestaand uit DNA).

cichliden Baarsachtige vissen (familie Cichlidae), waartoe ook het soortrijke geslacht Haplochromis behoort.

chromosomen Dragers van erfelijke eigenschappen. Kleurbare draadvormige lichaampjes in celkern. Bestaan vooral uit DNA.

convergente evolutie of convergentie Het ontstaan van gelijkenis (anatomisch, fysiologisch, in kenmerken van het gedrag) tussen twee of meer niet-verwante soorten door natuurlijke selectie. Bekendste voorbeeld: walvissen en vissen.

crypsis Het ontstaan van een gecamoufleerd uiterlijk.

cytosine Pirimidine-base, onderdeel van het nucleïnezuur cytidine, een van de vier bouwstenen van DNA.

divergente evolutie of divergentie Het zich vertakken van een soort in verschillende richtingen door natuurlijke selectie. Bijvoorbeeld twee populaties van een soort die zich, door blootstelling aan uiteenlopende omstandigheden, ontwikkelen in verschillende richtingen.

DNA Desoxyribonucleïnezuur, bestanddeel van de chromosomen dat zorgt voor de overdracht van de erfelijke eigenschappen. Opgebouwd uit nucleotiden.

ecologie Wetenschappelijke bestudering van de relaties tussen planten en dieren en hun fysische omgeving en tussen de organismen onderling.

ecologische efficiëntie Efficiëntie waarmee energie wordt overgedragen van een zekere schakel in een voedselketen naar de volgende.

ecologische isolatie Isolatie tussen soorten die tot stand komt door bezetting van uiteenlopende ecologische nissen.

ecologische nis De rol die een plant of dier speelt in het ecosysteem.

ecosysteem De planten en dieren in een bepaalde omgeving (meer, bos, woestijn), inclusief de fysische omgeving waaraan ze zijn blootgesteld.

eiwitten Hoogmoleculaire organische stoffen, die in de natuur zeer verbreid voorkomen. Voor de levensprocessen van plant en dier onontbeerlijk. Opgebouwd uit aminozuren.

endeem Plante- of diersoort die alleen voorkomt binnen de grenzen van een scherp omschreven gebied.

endemisch Alleen voorkomend binnen de grenzen van een scherp omschreven gebied. Bijvoorbeeld: furusoorten uit het Victoriameer komen nergens anders voor dan in dat meer.

enzymen Activerend of remmend werkende stoffen (meestal eiwitten), die geproduceerd worden door levende organismen. Ze beïnvloeden o.a. allerlei stofwisselingsprocessen.

ethologie Wetenschappelijke bestudering van diergedrag.

evolutie Ontwikkeling van het leven op aarde.

evolutionair stabiele strategie Strategie die immuun is tegen infiltratie door een alternatieve strategie.

explosieve soortvorming Ontstaan van nieuwe soorten in uitzonderlijk hoog tempo. Voorbeeld zijn de furusoorten in het Victoriameer en de Mbunasoorten uit het Malawimeer.

fenotype Het geheel van uiterlijke eigenschappen van een individu. Komt tot stand onder invloed van de wisselwerking van milieu en genotype.

gen Erfelijke eenheid in een chromosoom. Bestaat uit een reeks basenparen. In de meeste gevallen bevat één gen de informatie

voor de aminozuursamenstelling van één eiwit of een gedeelte daarvan.

genetische code Verband tussen nucleotidenvolgorde in DNA en aminozuurvolgorde in eiwitten. Van belang bij de omzetting (‘vertaling’) van nucleotidetripletten (DNA) in aminozuren (eiwitten).

genetische drift Het verschuiven van de genetische samenstelling van een populatie door toevalsprocessen. Het verschijnsel speelt vooral in kleine populaties, zoals op eilandjes, een rol.

genetische letters Een aanduiding voor de vier nucleotiden waaruit DNA opgebouwd is. Ieder nucleotide heeft een van de volgende basen als kenmerkend onderdeel: adenine, guanine, cytosine of thymidine.

genoom Genetische uitrusting van individu. Het geheel van alle chromosomen met de daarop gelegen genen.

genotype Verschijningsvorm van een plante- of diersoort zoals bepaald door erfelijke aanleg.

guanine Purine-base, onderdeel van het nucleïnezuur guanosine, een van de vier bouwstenen van DNA.

habitat Leefgebied van dier of plant.

hemoglobine Een eiwit dat het zuurstoftransport in het bloed verzorgt.

hemoglobine A of S Twee vormen van hemoglobine. Hemoglobine A is de normaal voorkomende vorm, hemoglobine S is de afwijkende vorm die voorkomt bij sikkelcelanemie. Deze wijkt met één aminozuur af van hemoglobine A.

heterozygoot Twee genen die behoren tot een genenpaar maar in verschillende vorm geërfd zijn. Anders gezegd, het gen dat een nakomeling van de moeder meekrijgt, verschilt van het gen van dat door de vader wordt geleverd.

homozygoot Twee genen die behoren tot een genenpaar en gelijke vorm geërfd hebbend. Anders gezegd, beide ouders leveren een nakomeling hetzelfde gen van een genenpaar.

hybriden Bastaarden die zijn voortgekomen uit de kruising van individuen van verschillende soorten.

hybridisatie Het bastaarderen van individuen van verschillende soorten.

inclusieve fitness Als ‘fitness’ de geschiktheid is van een individu om zich te handhaven en zich voort te planten, dan is ‘inclusieve fitness’ diezelfde geschiktheid, maar nu voor het individu, inclusief al zijn genetische verwanten.

isolatieconcept Visie op de biologische species waarin de genetische afgrendeling van soorten door isolerende mechanismen centraal staat.

isolerend mechanisme Mechanisme dat kruisen tussen individuen van verschillende soorten voorkomt.

kopieergedrag Het navolgen van de keuze van een ander dier in plaats van het maken van een onafhankelijke keuze. Speelt waarschijnlijk een rol bij partnerkeuze.

microhabitat Nauw omschreven leefgebied van een dier of plant. Voorbeeld is Haplochromis argens, een furusoort die vrijwel uitsluitend voorkomt in de bovenste twee meter van het water.

mimesis Nabootsing.

mkombozi Swahiliwoord dat ‘verlosser’ betekent. De nijlbaars (Lates sp.) werd in het midden van de jaren tachtig zo genoemd in Tanzania.

monofyletische groep Groep soorten met een gemeenschappelijke voorouder. In tegenstelling tot een polyfyletische groep.

monotypische geslachten Geslachten die slechts een enkele soort herbergen.

morfologie Wetenschappelijke bestudering van organische vorm en structuur.

mtDNA Mitochondriaal DNA. DNA dat zich buiten de celkern bevindt, namelijk in worstvormige celorganellen, de mitochondriën (belangrijk voor energielevering en stofwisseling van de cel).

mutatie Plotselinge en willekeurige verandering in het DNA.

nabootser Organisme dat het uiterlijk van een ander organisme nabootst. Voorbeeld zijn eetbare vlinders die een uiterlijke gelijkenis vertonen met giftige vlinders en daardoor een zekere bescherming genieten tegen roofvijanden die deze giftige vlinders mijden.

natuurlijke selectie Het proces waardoor varianten met een relatief geschikte genetische uitrusting in een populatie behouden blijven, terwijl varianten die minder geschikt zijn om te overleven en zich voort te planten, verdwijnen. Het mechanisme van evolutie zoals Darwin zich dat voorstelde.

nis Rol die een dier of plant speelt in een ecosysteem.

nucleotiden Bouwstenen van DNA. Vier verschillende basen (adenine, guanine, cytosine en thymidine) zijn de kenmerkende onderdelen van de vier verschillende nucleotiden, waaruit DNA is opgebouwd.

pelagisch Vertoevend in het open water, ver van de oeverzone (het 'littoraal').

plankton Passief zwevende micro-organismen. Algen vormen het fytoplankton, microscopisch kleine kreeftjes het zoöplankton.

polyfyletische groep Een groep soorten die zijn voortgekomen uit verschillende evolutionaire lijnen. In tegenstelling tot een monofyletische groep.

polymerase Enzymen die kleinere moleculen aan elkaar rijgen tot grotere. In het geval van DNA-polymerase worden duizenden nucleotiden (basen) aan elkaar geschakeld tot lange strengen. Zij vormen de chromosomen.

polymerasekettingreactie Een techniek om een minieme hoeveelheid DNA (die tot voor kort te klein was om te onderzoeken) kunstmatig te vermeerderen tot een bruikbare hoeveelheid.

polymorfie Veelvormigheid. Het tegelijkertijd voorkomen van verschillende vormen van een soort.

populatie Groep soortgenoten die voorkomen binnen een begrensd gebied en genetisch verschillen van soortgenoten in andere gebieden.

populatiegenetische soort Het geheel van de organismen die tezamen de soort vertegenwoordigen in de natuur, de concrete groep van onderling kruisbare organismen. In tegenstelling tot de taxonomische soort.

primer Klein stukje DNA (enkele tientallen nucleotiden lang) met specifieke nucleotidenvolgorde, om het polymerase op een gewenste positie van een DNA-streng te hechten. Zonder deze primer kan polymerase zijn werk niet beginnen.

radiatie Zie adaptieve radiatie.

ribosomen Eiwitfabriekjes in de cel. Ellipsvormige organellen in de cel, waarin de aminozuren aan elkaar gekoppeld worden tot complete eiwitten.

seksuele selectie Bijzondere vorm van natuurlijke selectie, die gewoonlijk plaatsvindt als gevolg van concurrentie tussen mannetjes om vrouwtjes of als gevolg van de kieskeurigheid van vrouwtjes bij het kiezen van een mannetje.

selectiedruk of selectiekracht Factor die ervoor verantwoordelijk is dat sommige varianten in een populatie overleven, terwijl andere worden weggeselecteerd.

sikkelcel Rode bloedcel die de vorm heeft van een maansikkel. Komt voor bij patiënten die aan sikkelcelanemie lijden.

sikkelcelanemie Bijzondere vorm van bloedarmoede. Bij lijders aan sikkelcelanemie krijgen de rode bloedlichaampjes bij lage zuurstofspanning de kenmerkende sikkelvorm, waardoor ze sneller klem raken in kleine bloedvaten en eerder te gronde gaan dan normale rode bloedcellen.

sociobiologie Wetenschappelijke bestudering van de biologische wortels van sociaal gedrag.

soortenzwerm Groep soorten die afstammen van een enkele vooroudersoort en ontstaan zijn binnen een begrensd gebied.

soortvorming Het ontstaan van nieuwe soorten.

species Zie biologische species.

sympatrische soortvorming Het ontstaan van twee nieuwe soorten zonder dat een soort eerst opgesplitst is geraakt in geografisch geïsoleerde populaties.

taxonomie Wetenschap die zich richt op classificatie van organismen. Het streven is te komen tot een classificatie die een afspiegeling is van de evolutiegeschiedenis, de fylogenie.

taxonomische soort Soort die uit praktische overwegingen is afgebakend door een taxonoom. In tegenstelling tot populatiegenetische soort, die zichzelf definieert.

taxonoom Beoefenaar van de taxonomie. Bioloog die zich bezighoudt met de classificatie van planten of dieren.

thymine Pirimidine-base, onderdeel van het nucleïnezuur thymidine, een van de vier bouwstenen van DNA.

trofische typen Groepen organismen die wat hun voedselopname betreft zijn gespecialiseerd in verschillende richtingen.

voedselketen Lineaire rangschikking van prooien en hun roofvijanden, beginnend bij een laag trofisch niveau dicht bij zonneënergie en vandaar opklimmend. Voorbeeld: alg, algenetend kreeftje, kreeftetende vis, visetende vis.

voedselnetwerk Het geheel van voedselketens in een ecosysteem. Grafische weergave van het voedselnetwerk geeft een indruk van de richting van energiestromen (en voedingszouten) door een ecosysteem.

‘voorbeeld’ of model Een giftig dier dat door een eetbaar dier uiterlijk wordt nagebootst.

voortplantingsbarrières Ecologische, ethologische en/of anatomische barrières die het bastaarderen van soorten bemoeilijken of onmogelijk maken.

zoöplankton Dierlijk plankton.

## Literatuur

Gebruikte afkortingen

*Acta Biotheor.*: Acta Biotheoretica
*Afr.J.Ecol.*: African Journal of Ecology
*Am.Nat.*: The American Naturalist
*Am.Zool.*: American Zoologist
*Anim.Behav.*: Animal Behaviour
*Annls Mus.R.Afr.Cent.Sci.Zoo.* Musée Royal de l'Afrique Centrale, Annales Sciences Zoologiques
*Behav.Ecol.Sociobiol.*: Behavioral Ecology and Sociobiology
*Bull.Br.Mus.Nat.Hist.(Zool)*: Bulletin of the British Museum of Natural History (Zoology)
*E.Afr.For.J.*: East African Forestry Journal
*E.Afric.J.Agr.*: East African Journal of Agriculture
*Ecol.Entomol.*: Ecological Entomology
*Environ.Biol.Fish.*: Environmental Biology of Fishes
*Int.Rev.Gesamt.Hydrobiol.*: Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie
*J.Exp.Biol.*: Journal of Experimental Biology
*J.Fish Biol.*: Journal of Fish Biology
*J.Theor.Biol.*: Journal of Theoretical Biology
*J.Zool.*: Journal of Zoology
*Mitt.Int.Verein.Limnol.*: Mitteilungen Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie
*Neth.J.Zool.*: Netherlands Journal of Zoology
*Occas.Pap.Fish.Dept.Uganda*: Occasional Papers of the Fisheries Department Uganda

*Proc.Nat.Ac.Sci.(USA)*: Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)
*Proc.R.Soc.Lond.*: Proceedings of the Royal Society of London
*SIL.Mitteilungen*: Societas Internationalis Limnologiae Mitteilungen
*Trends.Ecol.Evol.*: Trends in Ecology and Evolution
*Verh.Internat.Verein.Limnol.*: Verhandlungen Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie
*Water Qual.Bull.*: Water Quality Bulletin
*Z.Tierpsychol.*: Zeitschrift für Tierpsychologie
*Zool.Verh.Leiden*: Zoölogische Verhandelingen van het Nationaal Natuurhistorisch Museum te Leiden

## Register

aalscholvers 150
aanpassing 42, 211
aanpassingswaarde 86
adaptaties 189
Albertmeer 14, 209
algeneters 35, 246
Allison, A. 93
Alvarez, L.W. 214
Anker, G.Ch. 10, 250
arena 176, 177
Astatoreochromis 36
automimicry 32
Avise, J. 75

Bagrus dokmac 244
Bakker, Th.C.M. 164
Barash, D. 178
Barel, C.D.N. 10, 250
basenparen 60
basensubstituties 74
beginsel van uitsluiting door concurrentie 196
beperking
historische 32
mechanische 32, 88
Bicyclus anynana 108
biomassa 9, 241, 242
bladhakkers 35
blauwalgen 249
Borgerhoff-Mulder, M. 153
bottleneck adaptaties 189
bruidsgift 160
bruidsschat 8, 57, 155

Carassius carassius 224
Caridina nilotica 38, 243, 244
Chaoborus 238
chimpansees 126
Cichlidae 47
cichliden 9
Clarias gariepinus 244
coëvolutie 101, 240
concurrentie 15, 87, 144, 175, 188
om ruimte 145, 196, 200
om voedsel 145, 181, 190, 196, 200, 201
concurrentievermijdend 196

Crook, J.H. 170
crypsis 106, 112
Cyrtocara 39

Dagaa 233, 240
Darwin, C. 78, 83, 122, 157, 221

darwinisme 78
darwinvinken 13, 136, 188
Dawkins, R. 153
degenkrab 75
dinosauriërs 214, 226
divergentie 132, 162
diversiteit 214, 225
DNA 60
control region 60
mitochondriaal 60
non-coding region 60
Dobzhansky, Th. 97
Drepaniidae 14
driedoornige stekelbaars 156, 157

ecologische efficiëntie 242
ecologische regels 195
ecosysteem 10, 15, 209, 242
ontwrichting van een 17, 237, 244
Edwardmeer 14
eivlekken 109, 111, 119, 150, 151
endemen 136
energiestroom 209, 242
Esox lucius 224
eutrofiëring 250
evolutie 15, 111, 122, 138, 144, 161
convergente 48, 49, 104, 127
culturele 90, 188
genetische 188
moleculaire 75
morfologische 75
evolutioneel stabiele strategie 168

fenotype 106
fenotypische respons 225
Fisher, R.A. 154, 161
fitness 154, 221
fosfaten 252
fossiel archief 216
fotosynthese 215, 241
frequentie-afhankelijke natuurlijke selectie 89
Fryer, G. 40, 208, 216
furu 12, 32, 109, 132, 233
kop van 32
fytoplankton 246
fytoplanktoneters 48, 195, 246

Galapagoseilanden 13, 136, 188
garnalen 243
garnaleneters 38
Gasterosteus aculeatus 156
Gause 196
genenreservoir 85, 120, 130, 153
genetic drift 138
genetica 97
genetische differentiatie 120
genetische variatie 57, 75, 97, 213
genfrequentie 91
genotype 106
Georgemeer 31
Goldschmidt, R. 97
Gombe Stream 126
Goodall, J. 126
Greenwood, P.H. 11, 13, 28, 39, 46, 132
Guilford, T. 105

habitat 125, 136
Haldane, J.B.S. 154
Hamilton, W.D. 154

handicap 163
handicaphypothese 163
handkus 126
Haplochromis 13, 75
barbarae 41
chilotes 38
compressiceps 43
elegans 31
maxillaris 40
‘rostrodon’ 41
welcommei 41, 87, 88
Haplochromis Ecology Survey Team (HEST) 11, 33
haremsystemen 172
helpers 236
helpersysteem 236
Hemichromis 75
hemoglobine 91
herkenningsconcept 131
Heros
citrinellum 141
minckleyi 140
heterozygotie 92
homozygotie 92
honingkruipers 14
hopeful monsters 96
Hori, M. 88

ijsvogels 236
impala's 171
inclusieve fitness 154
innate releasing mechanism (IRM) 121
insekteneters 37
International Union for the Conservation of Nature 227
iridium 215
isolatie
ecologische 125, 199, 202
ethologische 125
geografische 13
reproduktieve 120, 132
isolatieconcept 124, 128, 131
isolerende mechanismen 124

jacana's 178

kannibalisme 243
karpers 224
Kaufman, L.S. 141

keelkaken 38, 77, 139
kiezer 166-168
Kivumeer 14
klimaat 252
klipdassen 26
kopieergedrag 167-169
Krijt-Tertiair grens 214
Kyogameer 209

Lamprologus callipterus 175
Lates 17, 207
Levi-Strauss, C. 12
liegen 165
Liem, K.F. 141
limnologie 185
Lindeman 241
linkshandigheid 88
Linneaans classificatiesysteem 32
lippenbijters 40
longvissen 139
Lorenz, K. 168
luipaarden 26
Lutra maculicollis 246
Lymantria dispar 97

MacArthur, R.H. 213
macromutaties 97
Macropleurodus 75
Madagascar 68
malaria 10, 83, 93
Malawimeer 14, 43, 48, 135-137
Malthus 25
Mayr, E. 97
Mbuna 135
meervallen 174
Mendel, G. 98
Mendelwetten 97
meteoriet 215
meteorietinslagen 214
Meyer, A. 74
microhabitat 199
microwereld 16
migreren 199
Milinski, M. 164
mimesis 109, 121
mimicry
batesiaanse 100, 102, 104
müllerse 104
minimale levensvatbare populatie 213
mitochondriën 60
Mkombozi 234
modderhappers 34
monarchvlinders 103
monofyletische groep 46, 71
monogamie 170, 172
mtDNA 60
muggen 238
muilbroeders 23, 39, 109, 110, 120, 159, 173
mutaties 60
mutatietheorie 97
Mwanzagolf 7, 9
Mzungu 12
nabootser 101
Nabugabomeer 132
navolger 166-168
neo-darwinisme 97, 130, 172
neo-darwinisten 97
nestkuil 11, 109
nijlbaars 17, 207, 233, 234, 240
introductie van de 209, 240
nijlbaarstijdperk 252
nijltilapia's 233, 244

nis 47, 186
ecologische 185
nisdifferentiatie 187, 190, 199
nitraten 252
nucleotiden 91

Oreochromis nilotica 247
otters 246

padden 130
pedofagen 39, 78
Papilio dardanus 100, 104
paradijsvogels 161
partnerkeuze 144, 164, 167
Paterson, H.E.H. 128
Pelagische soorten 223
periodiciteit van het uitsterven 216
Perissodus
microlepsis 88
Petromyzon marinus 247
Plasmodium falciparum 93
Platytaeniodes 75
polyandrie 172, 178
polyfyletische groep 46
polygamie 171, 172
polygynie 172

polymerase 71
polymerase kettingreactie 72
predatie 178, 211, 243
selectieve 224
predatiedruk 103
predator 90, 225, 242
prieelvogels 176
primaire consumenten 241
primaire producenten 241
Protopterus aethiopicus 139
Pseudocrenilabris multicolor 111
Ptilonorhynchidae 176

radiatie 14-16, 68, 138, 226
adaptieve 13, 86, 112, 143
Rastrineobola argentea 15, 244
Raup, D.M. 214, 215
rechtshandigheid 88
regenwoud 68, 126, 176, 226
reproduktieve kenmerkverschuiving 130
resistentie tegen parasieten 164
roofvijand 101

Salvelinus namac 247
sardientjes 243
schoonmakers 42
schubbeneters 41, 87, 88
secundaire consumenten 241
secundaire geslachtskenmerken 160, 163
seksuele dimorfie 176
selectie
frequentie-afhankelijke natuurlijke 89
inter-seksuele 160
intra-seksuele 160
natuurlijke 15, 85, 91, 101, 119, 138, 144
seksuele 15, 150, 160, 166, 171
selectiedruk 102
Sepkoski, J.J. 215
sikkelcelanemie 91
slakkenkrakers 35, 112
slakkenwrikkers 36
slenk 14
sluiper 169
snoeken 224
snuitomstulpers 40
soort
biologische 30

populatiegenetische 30
taxonomische 30
soortconcept 121
soortenzwerm 13, 15, 46, 49, 60, 75, 123, 133
soortvorming 46, 112, 137
allopatrische 132, 144
explosieve 46, 75, 120
sympatrische 133
soortvormingsgebeurtenissen 47
species 28
specifiek partner herkenningssysteem 131
stamboom 46, 61
PCR 72
Stiassny, M. 47
substraatbroeders 173
Sukuma 8
Sungu sungu 192
Swahili 8
Swann 137
Synodontis multipunctatus 174

Tanganyikameer 14, 88
taxonomie 29
territorium 158, 167, 169, 170
tertiaire consument 247
Thermus aquaticus 73
tilapia's 247
Tinbergen, N. 158, 168
toeval 138, 201
Trewavas, E. 150
trofisch niveau 242
trofisch type 48, 180
tweelingsoorten 162

uitsterven van soorten 211, 214, 221

Valery, P. 28
veelwijverij 170, 172
verticale verspreiding 200
verwantenselectie 154
Victoriameer 7, 14, 48, 88, 109, 226, 248, 249
vingerdier 68
vinkesoorten 188
viseters 38
voedselketen 193, 238, 246
voedselnetwerk 193, 209, 244
voedselpiramide 246
voedselschaarste 189
voorbeeld 101
voortplantingsbarrière 30, 60, 120, 125, 141
voortplantingssucces 89, 90, 154, 169
vrouwtjeskeuze 161, 162

waterhyacinthen 253
wenkkrabben 161
wevervogels 170
Wickler, W. 111
Wilhelm, W. 41
Wilson, E.O. 30, 213, 226

zeeprikken 247
zonering 199, 201
zoöplankton 238, 244
zoöplanktoneters 36, 198, 221, 223
zure regen 252